ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 82

8

АВГУСТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

УДК 581.162.4 : 581.15 : 576.37

© М. А. Вишнякова

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ СТРУКТУРНЫХ МЕХАНИЗМОВ ГАМЕТОФИТНОГО И СПОРОФИТНОГО ТИПОВ РЕАКЦИИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ

M. A. VISHNYAKOVA. EVOLUTIONARY SUCCESSION IN THE STRUCTURAL MECHANISMS OF GAMETOPHYTIC AND SPOROPHYTIC TYPES OF SELF-INCOMPATIBILITY REACTION

Обсуждаются сходство и различие в морфологическом проявлении реакции самонесовместимости 2 типов генетического контроля: гаметофитного и спорофитного. Несмотря на принципиальное различие типов пыльцевых зерен, рылец, столбиков и мест проявления реакции у видов с гаметофитной и спорофитной самонесовместимостью имеется множество примеров промежуточного свойства, т. е. наличие у одного вида признаков обоих типов реакции. На основе этих фактов, а также анализа разнообразия морфологического проявления реакции у разных видов рассматриваются предполагаемые пути эволюции ее структурных механизмов на уровне клеток, тканей и органов. Предложенные представления позволяют, во-первых, примирить 2 дискуссионные позиции о месте и времени экспрессии гена S в спорофитной системе самонесовместимости, во-вторых, объяснить структурные основы разнообразного морфологического проявления реакции у разных видов и, наконец, обнаружить эволюционную преемственность структурных механизмов реакции 2 типов, позволяющую объяснять примеры исключения из правил, а именно промежуточный или нетипичный для данного типа контроля характер ее морфологического проявления у многих видов.

Деление гомоморфной самонесовместимости на 2 типа — спорофитный и гаметофитный — основано на различии генетического контроля. Реакция спорофитного типа определяется генотипом диплоидных тканей спорофита, в то время как реакция гаметофитного типа зависит от гаплоидного генотипа пыльцы. Наряду с различием генетических механизмов 2 типа самонесовместимости имеют и разное морфологическое проявление реакции, а также разные типы пыльцы, рылец и столбиков. Кроме того, гаметофитная и спорофитная самонесовместимость никогда не встречаются в пределах одного семейства. Данные молекулярной биологии свидетельствуют о различиях молекулярной массы продуктов гена самонесовместимости S в 2 системах и об отсутствии их гомологии (Haring et al., 1990). Последнее может указывать на независимое происхождение гаметофитной и спорофитной самонесовместимости.

Вопрос о происхождении самонесовместимости носит дискуссионный характер. Одни ученые (H. Whitehouse (1950, 1960) и ряд его последователей) считают, что самонесовместимость возникла в эволюции растений однажды; другие (Bateman, 1952; Crowe, 1964; Charlesworth, Charlesworth, 1979; Richards, 1986) допускают ее независимое происхождение в различных систематических группах. Несмотря на разногласия, касающиеся моно- или полифилитического происхождения самонесовместимости у цветковых, относительное единодушие достигнуто в представлении о более примитивном характере ее гаметофитного типа (Whitehouse, 1950; Brewbaker, 1957, 1967; Padney, 1958, 1960, 1980; Crowe, 1964). Об этом свидетельствуют, во-первых, наличие этого типа у представителей более примитивных порядков *Magnoliales*, *Winterales*, *Hamamelidales*, *Nymphaeales* (в то время как спорофитная самонесовместимость свойственна представителям в основном высших порядков *Asterales*, *Capparales*, *Caryophyllales*, *Malvales*), во-вторых, бо́льшая примитивность морфологических признаков реакции у видов с гаметофитной самонесовместимостью.

Большинству видов с этим типом самонесовместимости присущи 2-клеточные пыльцевые зерна, пестики с влажным рыльцем и полым столбиком и осуществление реакции в столбике или завязи, что, как будет показано далее, свидетельствует о более низком эволюционном статусе ее механизмов. Видам со спорофитной самонесовместимостью присущи более высоко организованные генеративные структуры, задействованные в реакции: 3-клеточная пыльца, пестики с сухим рыльцем и сплошным столбиком, а также более раннее осуществление реакции отторжения на рыльце.

Полагают, что моногенная (ген S) мультиаллельная гаметофитная самонесовместимость дала начало, с одной стороны, спорофитной системе (S), а с другой — дигенной гаметофитной самонесовместимости злаков (гены SZ) (Pandey, 1960; Lundqvist, 1962; Crowe, 1964; Суриков, 1972). Однако существует альтернативное мнение: считать более примитивной спорофитную систему самонесовместимости из-за характера скульптуры экзины ранних покрытосеменных, а также времени возникновения у них столбика (Zavada, 1984; Zavada, Taylor, 1986).

Таким образом, единая сущность реакции (отторжение пестиком мужских гаметофитов того же генотипа) у видов со спорофитной и гаметофитной самонесовместимостью морфологически проявляется по-разному. Между тем, если существует эволюционная преемственность 2 систем, то она должна найти отражение и в морфологических признаках реакции гаметофитного и спорофитного типов. Наличие этой преемственности может (и, по-видимому, должно) быть обусловлено общими физиологическими, биохимическими и цитологическими закономерностями взаимодействия пыльцы с пестиком. Цель данной работы — выявление эволюционной преемственности 2 систем.

Время и место экспрессии гена S в мужском гаметофите

Полагают, что различие 2 типов самонесовместимости обусловлено местом и временем действия гена S: домейотическим в спорофитной системе и постмейотическим в гаметофитной. Именно это обстоятельство должно иметь решающее значение для локализации продуктов гена S и для характера протекания реакции.

В гаметофитной системе самонесовместимости синтез продуктов гена S осуществляется под контролем ядра микроспоры в ее протопласте. Отсюда эти продукты поступают в интину по мере ее синтеза и формирования (Brewbaker, 1957). Этот структурно-функциональный постулат гаметофитной самонесовместимости в настоящее время не вызывает сомнения. Более спорными являются представления о месте и времени экспрессии гена (генов) самонесовместимости в спорофитной системе. По мнению одних исследователей (Brewbaker, 1957; Pandey, 1958, 1960, 1970), ген S начинает функционировать еще до мейоза в микроспороцитах, и его продукты попадают в цитоплазму всех 4 микроспор, т. е. транскрипция и трансляция гена S разделены во времени (Pandey, 1979). Другие ученые полагают, что экспрессия S-гена осуществляется постмейотически в тапетуме пыльника, откуда его продукты поступают к пыльцевому зерну на конечных стадиях развития и включаются в экзину (Heslop-Harrison, 1968a; Heslop-Harrison et al., 1975).

В результате многолетней дискуссии K. Pandey (1979) пришел к компромиссному заключению, что продукты гена S могут синтезироваться как в мейоците, так и в тапетуме. При этом необходимо допустить, что продукты S-гена локализуются не только в экзине, но и в цитоплазме и/или интине пыльцевого зерна.

Несмотря на длительную историю этой дискуссии, структурные механизмы передачи в микроспору домейотической спорофитной информации практически не обсуждались. Между тем, существует устойчивое мнение (Heslop-Harrison, Dickinson, 1967; Dickinson, Andrews, 1977; Dickinson, Heslop-Harrison, 1977; Dickinson, 1981 и др.) о спорофитной детерминации морфогенеза экзины, которая, как известно, формируется в постмейотический период, и о возможных путях сохранения спорофитной информации в цитоплазме мейоцитов в виде долго живущих информационных молекул. Подобные представления позволили нам на основе целого ряда фактов

(Mackenzie et al., 1967; Dickinson, Heslop-Harrison, 1977; Вишнякова, 1987) предположить, что в тех же цитоплазматических структурах могут сохраняться и информационные молекулы спорофитной детерминации самонесовместимости. В результате их трансляции продукты гена S становятся составляющей частью цитоплазмы микроспоры. Известно, что интина является продуктом мужского гаметофита и создается под контролем его ядра (Heslop-Harrison, 1968c). Анализ формирования интины, проведенный на основе ряда работ по ультраструктуре пыльцевого зерна (Knox 1971; Knox, Heslop-Harrison, 1971; J. Heslop-Harrison, 1975b, 1979; Y. Heslop-Harrison, 1975, 1977; Mascarenhas, 1990) и собственных наблюдений (Вишнякова, 1991), позволяет допустить, что наряду с продуктами гаметофитной фракции из цитоплазмы микроспоры поступают в интину и вещества спорофитного происхождения. При таком допущении предположение Pandey (1979) о возможности нахождения спорофитных детерминант самонесовместимости в цитоплазме или/и интине становится вполне обоснованным.

В пользу предположения о возможности домейотической транскрипции и постмейотической трансляции гена S можно также привести данные о домейотической экспрессии спорофитных факторов, определяющих диморфизм пыльцы в гетероморфных системах самонесовместимости (Dulberger, 1975).

Таким образом, сформулируем первый вывод о возможной преемственности структурных механизмов 2 типов самонесовместимости: в результате домейотической экспрессии гена S возможна локализация продуктов спорофитного происхождения в интине и в формируемой ею оболочке пыльцевой трубки. В случае гаметофитной самонесовместимости локализация продуктов гена S в интине безусловна (Knox, Heslop-Harrison, 1971; Knox et al., 1975).

В случае постмейотической экспрессии гена S в спорофитной системе поступление его продуктов в пыльцевое зерно из тканей пыльника, а именно из тапетума, остается, по-видимому, единственно возможным путем. Несмотря на то что ни одно из электронно-микроскопических исследований не дает доказательств массовой передачи тапетальных белков в камеры экзины, положение о том, что именно экзина является вместилищем продуктов гена S в спорофитной системе самонесовместимости, неоднократно доказано (Нокс, 1990). Также показано, что экстракты тапетума на поверхности рыльца представителей рода *Raphanus* вызывают реакцию отторжения в виде каллозных отложений в сосочках рыльца при отсутствии микроспороцитов или пыльцевых зерен (Dickinson, Lewis, 1973).

Кроме того, классическое представление о роли тапетума в создании экзины (Heslop-Harrison, Dickinson, 1969; J. Heslop-Harrison, 1977) допускает его участие не только в морфогенетических процессах, но и в определении ферментативной активности экзины путем включения в нее различных веществ, в том числе продуктов гена (генов) самонесовместимости. Данные молекулярной биологии подтвердили недолговременную экспрессию гена S в тапетуме пыльника *Brassica* в постмейотическом периоде (Nasrallah et al., 1991). После дезинтеграции тапетума экспрессия уже не наблюдается.

Работы последних лет показали, что при обсуждении функции оболочки пыльцевого зерна как вместилища продуктов гена S нельзя игнорировать ее третью сферу — липофильное покрытие пыльцевого зерна, источником которого является тапетум. Различают 2 состояния этого вещества — поленкит и трифину (Dickinson, Lewis, 1973). Поленкит (термин Trole, 1928, по: Dickinson, Lewis, 1973) иногда называют простым пыльцевым покрытием, так как он состоит из гомогенной липидной фракции, в то время как трифина считается сложным покрытием, поскольку представляет собой гетерогенную смесь с большим содержанием липидов (Echlin, 1971). Показано, что пыльце видов с гаметофитной самонесовместимостью в основном присущ поленкит, а видам со спорофитной самонесовместимостью — трифина (Dickinson, 1990). При дезинтеграции тапетума липофильные покрытия экзины накладываются на поверхность пыльцевых зерен (Heslop-Harrison, 1968b; Dickinson, Lewis, 1973).

Эксперименты последних лет показали, что трифина пыльцы у представителей

сем. *Brassicaceae* содержит принципиально важные для системы самонесовместимости вещества, так как изолированная от пыльцевых зерен она может стимулировать события, характерные для несовместимого взаимодействия. Молекулярный анализ гликопротеидов трифины показал, что они очень схожи с продуктами гена S — SLG (S-locus glycoproteid) и SLR (S-locus related) рыльца. Однако S-аллельные различия этих веществ в отличие от аналогичных им в пестике не доказаны (Dickinson, 1990).

Поскольку трифина является продуктом тапетума, она может содержать только продукты спорофита и соответственно определять только спорофитный контроль. Почему аналогичная экспрессия не показана для поленкита, который тоже является продуктом тапетума? Очевидно, решающим здесь является состав пыльцевого покрытия. Гетерогенность состава трифины и наличие в ней наряду с липидными глобулами, являющимися почти единственным компонентом поленкита, цитоплазматических остатков тапетума не исключают возможности наличия в ней также продуктов гена S тапетального происхождения. На примере *Brassica oleracea* (Ruiter et al., 1994) показано, что из 6 клонов сДНК, выделенных из смеси белков трифины, 1 — boec4 — представляет собой единственную копию, экспрессирующуюся в стенке пыльника, возможно, в тапетуме. Безусловно, трифина является более сложным образованием, чем поленкит, которому приписывают функции, не связанные с реакцией узнавания, главным образом защиты пыльцы (Heslop-Harrison, 1968b).

Таким образом, при гаметофитном контроле продукты гена (генов) самонесовместимости локализуются в интине/оболочке пыльцевой трубки, у видов со спорофитным контролем при условии домейотической экспрессии гена S — также в интине/оболочке пыльцевой трубки, а при постмейотическом его действии — в экзине или в трифине. Из дальнейшего изложения станет ясно, какую важную роль играет локализация продуктов генов самонесовместимости в определении характера самой реакции в обеих системах.

Локализация продуктов самонесовместимости в пестике

Представления о локализации продуктов гена S в пестике основаны на данных молекулярной биологии. При помощи иммунохимических тестов у видов со спорофитной самонесовместимостью они выявлены в оболочках эпидермальных клеток рыльца (Kandasamy et al., 1989). У *Nicotiana alata*, обладающего гаметофитной самонесовместимостью, S-специфические гликопротеиды являются компонентом межклеточного матрикса проводниковой ткани столбика и эпидермиса плаценты (Anderson et al., 1986; Cornish et al., 1987; Bernatzky et al., 1988), т. е. место синтеза веществ самонесовместимости точно совпадает с путем, по которому растут пыльцевые трубки. В бутоне же слабый синтез продуктов гена S отмечен только в ограниченной области рыльца.

Эти данные, после соотнесения их со структурой пестиков, можно интерпретировать следующим образом. Составной частью оболочки эпидермальных клеток сухих рылец является гидратированная пленка, выявляемая только методами цитохимии и электронной микроскопии, — пелликула (Mattsson et al., 1974). Сложная биохимическая организация пелликулы показана для многих видов (Вишнякова, 1989). Наряду с такими важными функциями, как гидратация пыльцевых зерен и активация кутиназ пыльцевых трубок, пелликуле отводят ведущую роль в узнавании пыльцы, т. е. в системе самонесовместимости. У представителей рода *Raphanus* в ней найдены S-специфические антигены (Nasrallah, Wallace, 1967; Nasrallah et al., 1972; J. Heslop-Harrison, 1975a). При этом показано, что реакция самонесовместимости проявляется за день до раскрывания цветка. Это совпадает с увеличением уровня синтеза S-локус специфических гликопротеидов (SLG). По мере аккумуляции этих гликопротеидов в рыльце оно приобретает способность отторгать собственную пыльцу (Roberts et al., 1979; Nasrallah et al., 1985; Nasrallah et al., 1987).

У *Nicotiana alata* S-специфические гликопротеиды выявлены в межклеточном матриксе проводниковой ткани столбика. Этот вид, как и другие представители

сем. *Solanaceae*, имеет пестик с влажным рыльцем и сплошным столбиком, в центре которого находится специализированная проводниковая ткань (Nettancourt et al., 1973; Cresti et al., 1976; Cresti et al., 1979; Cresti et al., 1980). Пыльцевые трубки в этой ткани растут по межклеточному матриксу, который образуется в результате нарушения первоначального контакта между клетками при растворении срединной пластинки (Sassen, 1974). Основным содержимым межклеточного матрикса являются пектины. Наряду с ними отмечаются низкомолекулярные углеводы, пероксидаза, кислая фосфатаза, мукополисахариды (J. Heslop-Harrison, 1975a; Kenrick, Knox, 1981). S-специфические гликопротеиды выявлены в проводниковой ткани сплошных столбиков еще у целого ряда видов с гаметофитной самонесовместимостью (Mau et al., 1982; Kamboj, Jackson, 1986; Mau et al., 1986).

Однако для большой группы видов с гаметофитным контролем самонесовместимости (представители семейств *Fabaceae*, *Strelitziaceae*, *Liliaceae*) характерны полые (открытые) столбики, обладающие каналом, заполненным секреторной жидкостью. Данных о наличии в этой жидкости продуктов гена S у конкретных видов пока нет. Однако известно, что биохимический состав канальцевой жидкости и межклеточного матрикса сплошных столбиков аналогичен (Labarca et al., 1970), поэтому следует ожидать присутствие S-специфических молекул в секреторной жидкости канала. Интересны факты наличия в канальцевой жидкости белковых продуктов, отсутствующих в рыльце, например специфичного гликопротеида у *Trifolium pratense* (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1982), и различия секреторных систем рыльца и столбика у *Lilium longiflorum* (Miki-Hirosige et all., 1987). Поскольку ингибирование роста самонесовместимых пыльцевых трубок у этих видов осуществляется в столбике, можно предположить, что именно эти отсутствующие в рыльце белки и задействованы в реакции самонесовместимости. Осталось установить, сегрегируют ли эти продукты с определенным S-генотипом.

Несмотря на то что активность S-гена не выявляется в рыльцах зрелых цветков у видов с гаметофитной самонесовместимостью, игнорировать роль рыльца при обсуждении природы реакции самонесовместимости нельзя. Рыльца этих видов относятся к категории влажных — имеющих на своей поверхности секреторную жидкость, биохимический состав которой показан для многих растений (Вишнякова, 1989). Здесь укажем, что основным компонентом секрета рыльца являются липиды. Количество белков может быть весьма незначительным. Вязкость секрету придают углеводы, фенольные соединения и мукополисахариды (Lord, Webster, 1979). В секрете влажных рылец всегда отмечается неспецифическая эстеразная активность, которую считают тестом на восприимчивость рыльца (Mattson et al., 1974). Что же касается кутикулярного покрытия влажных рылец, то у некоторых видов растений оно отсутствует. Например, у австралийских видов акации кутикула на рыльце не выявляется (Kenrik, Knox, 1981). У ряда исследованных видов рыльце покрыто только пелликулой. В некоторых родах отмечено наличие на поверхности рыльца только кутикулы, которая может растворяться перед цветением, как это происходит, например, у *Annona squamosa* (*Fabaceae*) (Vitanage, 1984). Но наиболее типичным, по-видимому, является кутикулярно-пелликулярное покрытие, которое рвется в зрелом рыльце. На примере *Petunia* показано (Shivanna, Sastri, 1981), что на ранних стадиях развития цветка на рыльце выявляется только пелликула, позднее вдоль нее становится различимой кутикула. Перед созреванием происходит разрыв этих поверхностных слоев, и секрет освобождается, вынося обрывки пелликулы на поверхность. Эстеразная активность, обнаруживаемая ранее в пелликуле, после разрыва присутствует в ее обрывках. Аналогичное пелликулярно-кутикулярное покрытие рыльца описано для *Nicotiana tabacum* (Shivanna, Sastri, 1981).

Факт существования пелликулярно-кутикулярных покрытий у влажных рылец представляется крайне важным свидетельством наличия общих элементов в структуре рылец 2 типов. А поскольку пелликула играет кардинальную роль в реакции самонесовместимости у видов со спорофитным контролем, присутствие ее на поверхности рылец с гаметофитной самонесовместимостью весьма знаменательно. Обсудим этот факт в контексте эволюционных преобразований пестика.

Эволюция проводникового тракта в пестиках покрытосеменных

Пестик цветковых растений — производное плодолистиков. Сплошные (закрытые) столбики являются результатом полного срастания кондупликатного плодолистика, в то время как столбики с каналом — результатом его неполного срастания (Тахтаджян, 1964). Столбики промежуточного характера, по-видимому, отражают степень срастания плодолистика.

Опыты по созданию трансгенных растений самосовместимого клона *Nicotiana alata*, в которые трансформировали SLG-ген из *Brassica oleracea*, где он экспрессируется в клетках рыльца, показали, что в пестике табака он экспрессируется в межклеточном матриксе вдоль проводникового тракта пестика аналогично тому, как это происходит в самонесовместимых линиях табака (Kandasamy et al., 1990, Moore, Nasrallah, 1990). Обычно при трансформации тканеспецифических генов интродуцированные гены экспрессируются в том же самом типе клеток, что и у растения-донора (Sarker et al., 1988). Следовательно, можно говорить о гомологии клеток рыльца крестоцветных и клеток проводниковой ткани пасленовых. Именно на представителях сем. *Solanaceae* показано (Satina, 1944), что клетки проводниковой ткани столбика и внутренний эпидермис завязи произошли из одного и того же эпидермиса плодолистика (что очевидно из эволюции плодолистика и его рыльцевой поверхности). Известно, что у примитивных плодолистиков рыльцевая поверхность тянется широкой полосой вдоль всей краевой зоны («низбегающее рыльце») (Тахтаджян, 1964). По мере эволюции она локализуется и перемещается в апикальную позицию.

Исходя из известных положений о локализации продуктов гена S в пестике, а также из конкретных проявлений реакции самонесовместимости у разных видов, на которых остановимся далее, логично предположить, что одновременно с возрастанием специализации плодолистика, срастанием его краев и отдалением рыльца в апикальную позицию происходит и перемещение веществ узнавания, и в конечном счете их локализация только на рыльцевой поверхности (рис. 1).

Следовательно, вершиной структурной организации рыльца является приобретение им пелликулы, а совершенствование функциональной специализации выразилось в приобретении им компетенции узнавания пыльцы. Там, где эта функция не развита в полной мере, что свойственно видам с гаметофитным контролем, реакция узнавания осуществляется в более глубоких районах пестика. Удачной иллюстрацией этого положения являются представители 2 семейств — *Brassicaceae* и *Solanaceae*, обладающих разными системами самонесовместимости, разными типами рылец, но имеющих один тип столбиков (сплошные). Для представителей сем. *Brassicaceae* характерна спорофитная самонесовместимость с ингибированием пыльцевых трубок на рыльце, а сем. *Solanaceae* — гаметофитная с отторжением их в столбике. Главное различие пестиков в этих семействах: сухое рыльце с пелликулой в сем. *Brassicaceae* и влажное с отсутствием структурно идентифицируемой поверхности узнавания в сем. *Solanaceae*. Следовательно, тип столбика не имеет значения для места осуществления реакции. Критическое значение для ее локализации имеет тип рыльца, но прежде всего наличие на нем такой высоко специализированной структуры, как пелликула.

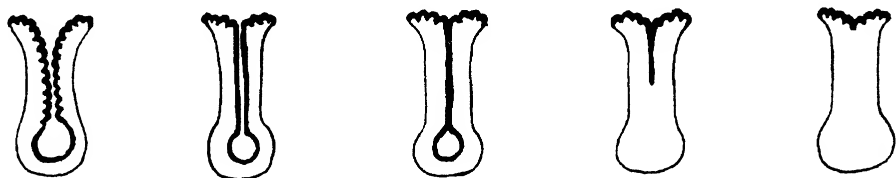


Рис. 1. Схематическое изображение эволюции плодолистика и возможных путей эволюции в нем продуктов генов самонесовместимости: срастание кондупликатного стилодия и перемещение рыльца и веществ узнавания в апикальную позицию.

Вернемся к видам с гаметофитной самонесовместимостью, на рыльцах которых отмечено наличие пелликулы. Как показано на примере петунии, к моменту раскрывания цветка пелликула рвется под напором образовавшегося в межклеточных пространствах секрета, на поверхность которого и поступает пыльца (Shivanna, Sastri, 1981). Таким образом, здесь пелликула не выполняет присущей ей функции восприятия и, следовательно, узнавания пыльцы. Однако факт наличия или отсутствия пелликулы у видов с влажными рыльцами, на наш взгляд, можно рассматривать как свидетельство преемственности сухих и влажных рылец. По-видимому, возрастанию роли пелликулы способствовало уменьшение количества секрета, т. е. «высыхание» рыльца. В связи с этим было бы интересно проследить корреляцию наличия пелликулы с количеством секрета и местом отторжения пыльцевых трубок. Если на рыльцах видов с обильным секретом разрыв пелликулы неизбежен, то имеется ли и рвется ли пелликула на рыльцах, где секрет представлен единичными каплями, наблюдаемыми, например, у *Crotalaria juncea* (*Fabaceae*) (Ghosh, Shivanna, 1982)? Как глубоко в столбике ингибируется рост пыльцевых трубок, если у влажных рылец возможно существование сравнительно интактной пелликулы? Ответы на эти вопросы могли бы пролить свет на эволюцию приспособленности рыльца к раннему узнаванию пыльцы.

Разнообразие морфологического проявления реакции самонесовместимости

Проявления реакции самонесовместимости разнообразны у разных видов. В пределах каждого из 2 типов реакции самонесовместимости, принципиально различающихся по месту осуществления (на рыльце при спорофитной самонесовместимости и в столбике или завязи — при гаметофитной), также существует определенная изменчивость.

При микроскопическом исследовании спорофитной самонесовместимости выявляются 4 этапа, где экспрессируются ее факторы: 1) прикрепление пыльцевых зерен к рыльцу; 2) прорастание пыльцевых зерен; 3) проникновение пыльцевой трубки через пелликулу и кутикулу рыльца; 4) рост трубки в тканях рыльца.

Изучение генетической природы спорофитной самонесовместимости показало, что морфологическое проявление является отражением вариабельности в силе аллелей гена S. Так, у *Brassica oleracea* 60 аллелей гена S делятся на 2 группы: «сильные», при наличии которых пыльцевые зерна на собственном рыльце почти не гидратируются и, соответственно, почти не прорастают, и «слабые», позволяющие определенному числу пыльцевых трубок проникать в ткани рыльца (Dickinson, 1990; Nasrallah et al., 1991). Установлено, что различные S-аллели влияют на скорость прилипания и гидратации пыльцевого зерна. При сильных аллелях самонесовместимости пыльце требуется больше времени для прилипания к рыльцу.

Поскольку каждое из перечисленных выше проявлений реакции спорофитной самонесовместимости отражает важный функциональный этап взаимодействия пыльцы с рыльцем, их можно интерпретировать следующим образом. Известно, что процесс прилипания пыльцы к рыльцу может быть в определенной степени специфичным и неспецифичным (Dumas, Gaude, 1983). По-видимому, прилипание происходит по типу взаимодействия «фермент—субстрат» (Dumas, Gaude, 1983; Heslop-Harrison, 1983); возможно, что от характера этого взаимодействия зависят и гидратация пыльцевого зерна, и индукция сигналов для дальнейшего восприятия его пестиком. При этом мы вполне допускаем, что в случаях специфичного прилипания этот процесс является первым критическим моментом узнавания при самонесовместимости. На примере *Brassica oleracea* показано, что прилипание предполагает специфическое связывание низкомолекулярных белков поверхности пыльцевого зерна с гликопротеидами поверхности рыльца. В самонесовместимых вариантах опыления число пыльцевых зерен, прикрепившихся к рыльцу, у этого вида значительно снижено (Roberts et al., 1980; Stead et al., 1980; Roberts et al., 1984). Особенно это выражено у растений с «сильными» S-аллелями (Dickinson, 1990).

Следующими критическими моментами могут быть отсутствие гидратации, а следовательно, и активации ферментных систем пыльцевого зерна, что выражается в его неспособности сформировать пыльцевую трубку. Наиболее часто встречаемым проявлением спорофитной самонесовместимости является ингибирование появившихся пыльцевых трубок на рыльце или после их проникновения через пелликулу и кутикулу.

Разнообразие проявлений гаметофитной самонесовместимости определяется различной глубиной осуществления реакции в столбике и завязи. С целью систематизации морфологического проявления реакции гаметофитного типа нами предложен термин «индекс ингибирования пыльцевых трубок», обозначающий отношение средней длины пыльцевых трубок при самонесовместимом ингибировании к длине проводникового тракта пестика (Суриков, Вишнякова, 1987, 1988). Этот показатель, подсчитанный для разных сортов яблони (Суриков, Вишнякова, 1987, 1988) и абрикоса (Петрова, Вишнякова, 1992), а также жимолости и вишни (Вишнякова, 1994б), обнаружил видо- и сортоспецифичность. Определенные нами значения данного признака для представителей изученных сортов и видов отражают их принадлежность к группам самонесовместимых, частично или полностью самосовместимых. Исходя из этого, можно выделить некое пороговое значение признака, характеризующее переход фактора самонесовместимости (SI) в состояние самосовместимости (SC). Совершенно очевидно, что чем меньше значение индекса ингибирования. т. е. чем раньше пыльцевые трубки прекращают свой рост, тем более самонесовместимым является данное растение.

Таким образом, сходным моментом в проявлении 2 типов генетического контроля самонесовместимости можно считать позднее проявление реакции у спорофитного типа в тканях рыльца и раннее проявление ее у гаметофитного типа в апикальной части столбика.

Давно известно, что из перечисленных в начале статьи коррелятивных отношений между морфологическими атрибутами реакции и типом ее контроля имеются исключения, которые представляют собой как бы промежуточные формы. Классическим примером является *Theobroma cacao*, у которого при спорофитном контроле торможение пыльцевых трубок происходит в завязи (Cope, 1962). Известны противоположные примеры: при гаметофитном контроле ингибирование пыльцевых трубок происходит на рыльце. Это характерно для некоторых представителей семейств *Commelinaceae* (Heard, Beadle, 1980; Owens, 1981) и *Papaveraceae* (Foote et al., 1992). При генетических исследованиях контроля самонесовместимости у таких видов, как правило, выявляется его промежуточный — гаметофитно-спорофитный — характер. Такой контроль был показан для *Theobroma cacao* (Pandey, 1960) и для других представителей сем. *Sterculiaceae* — *Cola nitida* и *Sterculia chicha* (Jacob, 1973; Taroda, Gibbs, 1982).

При исследовании представителей сем. *Brassicaceae*, являющегося классическим примером спорофитного контроля самонесовместимости, выявлено наличие у них второго (гаметофитного) фактора (G) контроля этого признака (Lewis et al., 1988; Zuberi, Lewis, 1988). Он комплементарен к гену S, супрессируется спорофитной системой (что выражается в неполной экспрессии собственных аллелей или ее отсутствии) и является частью общей системы самонесовместимости. По-видимому, этот факт может быть назван примером преемственности генетических механизмов реакции самонесовместимости, хотя совершенно очевидно, что, несмотря на длительную историю изучения, генетика самонесовместимости также еще во многом не понята.

Наиболее ярким примером исключения из общего правила в проявлении самонесовместимости являются представители сем. *Poaceae*. Известно, что у них при гаметофитном контроле признака реакция происходит по спорофитному типу: на поверхности рыльца или в его волосках (Shivanna et al., 1978; Heslop-Harrison, 1982). Кроме того, злаки имеют 3-клеточные пыльцевые зерна, сухое рыльце, покрытое пелликулой, и сплошной столбик, т. е. все признаки, характерные для видов со

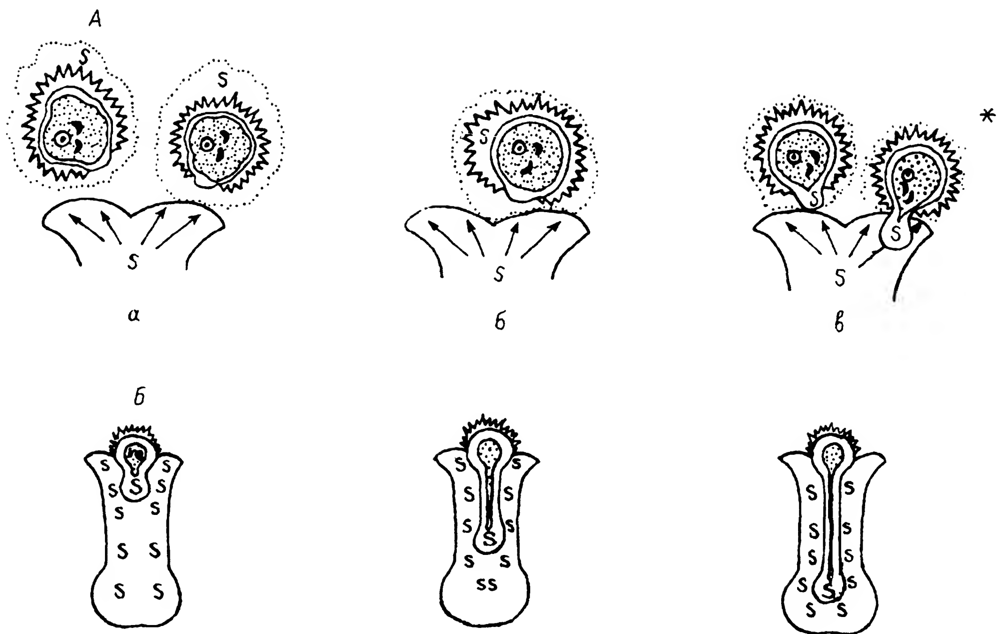


Рис. 2. Схема возможных проявлений самонесовместимого взаимодействия мужских гаметофитов с пестиком в зависимости от локализации продуктов генов самонесовместимости.

А — спорофитная самонесовместимость: локализация веществ узнавания в пестике (в пелликуле) и в пыльцевом зерне (*а* — в трифине, *б* — в экзине, *в* — в интине); *Б* — гаметофитная самонесовместимость: локализация веществ узнавания в пестике (по пути роста пыльцевых трубок с предполагаемым смещением из нижней части пестика в верхнюю) и в пыльцевом зерне (в интине); *S* — вещества узнавания. * Аналогичное проявление самонесовместимости в сем. *Poaceae*.

спорофитным контролем. Свою интерпретацию этого феномена, объяснение которого пока неизвестно, приведем далее.

Таким образом, морфологическое проявление реакции самонесовместимости у разных видов характерно для данного S-генотипа и является следствием нарушения взаимодействия мужского гаметофита (пыльцевого зерна/пыльцевой трубки) с пестиком на каком-то определенном, выявляемом визуально этапе: прилипание, гидратация, прорастание, проникновение через пелликулу и кутикулу, вхождение в ткани рыльца, рост в тканях столбика и завязи. Замечательно, что все разнообразие проявления реакции тем не менее укладывается в рамки различий между 2 типами: раннее ингибирование взаимодействия в спорофитной системе самонесовместимости и более позднее — в гаметофитной (рис. 2).

При этом неизбежно выявляется, что сходные фенотипические проявления встречаются у представителей достаточно удаленных в филогенетическом отношении семейств. Следовательно, можно говорить о параллелизме изменчивости этого признака в разных семействах и об определенном цикле изменчивости, отмечаемом у сортов, видов и родов в пределах семейства в соответствии с законом гомологических рядов Н. И. Вавилова (1967).

Структурные основы различных проявлений реакции самонесовместимости

Поскольку реакция самонесовместимости происходит после узнавания пестиком мужского гаметофита, ее сущность может быть понята только после определения природы элиситоров и рецепторов, а также характера их взаимодействия. Обзор современных представлений о веществах, ответственных за узнавание в системе самонесовместимости (продуктов генов самонесовместимости), дан нами ранее (Виш-

някова, 1994а). В этой статье мы касаемся только эволюции структур, в которых могут быть локализованы эти вещества. Совершенно очевидно, что чем раньше происходит их взаимодействие, тем раньше происходит узнавание и ингибируется взаимодействие мужского гаметофита с пестиком. В качестве наиболее раннего осуществления реакции следует рассматривать отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу, что наблюдается у некоторых крестоцветных с «сильными» аллелями гена S (Dickinson, 1990; Nasrallah et al., 1991) и у диких видов подсолнечников, изученных нами (Vishnyakova, Gavrilova, 1994). Ультраструктурные исследования взаимодействия пыльцевых зерен с рыльцем у видов *Brassicaceae* (Elleman et al., 1988; Elleman, Dickinson, 1990), а также данные о возможном наличии в трифине некоторых из них продуктов гена S дают основание полагать, что уже 1-й контакт «поверхностного слоя трифины» (Elleman, Dickinson, 1990) с пелликулой рыльца является специфическим и необратимым; их дальнейшее взаимодействие снимается из-за отсутствия прилипания пыльцы к рыльцу или слабого ее закрепления на нем. В случае локализации продуктов гена S в экзине реакция узнавания возможна только после их выхода на рыльце, что в свою очередь возможно только после прилипания пыльцы. Это может определить отсутствие гидратации и прорастания пыльцы, т. е., если со стороны пыльцевого зерна в реакции задействованы вещества, синтезированные в результате постмейотической экспрессии гена S и поступившие в него из спорофитных тканей пыльника, мы наблюдаем самое раннее (из возможных) проявление реакции самонесовместимости — до появления пыльцевой трубки. Прерывание взаимодействия после появления пыльцевой трубки и контакта ее с рыльцем предполагает экспонирование веществ, заключенных в интине. Как мы предположили, в интине могут быть продукты домейотического действия гена S. Таким образом, разнообразие морфологического проявления реакции спорофитной самонесовместимости определяется местом локализации ее реагентов в пыльцевом зерне, что в свою очередь определяется временем экспрессии гена. Пестик в этом смысле является константной структурой, поскольку его вещества для взаимодействия с пыльцой сконцентрированы в пелликуле рыльца.

При гаметофитной самонесовместимости структурой, несущей продукты гена S в пыльцевом зерне, является интина, а позднее — создаваемая ею пыльцевая трубка. Почему же в отличие от спорофитной самонесовместимости с домейотическим действием гена S реакция осуществляется не на рыльце, а позднее? Объяснение этому следует искать в структурных особенностях рецептивной поверхности рыльца. Поскольку у влажных рылец видов с гаметофитной самонесовместимостью отсутствует пелликула, они лишены структурно идентифицируемой поверхности узнавания. Решающим для определения места реакции в данном типе является характер распределения продуктов гена S в столбике и завязи. Это и обусловливает сравнительно длинный «диалог» пыльцевой трубки с пестиком. Как мы отмечали, у видов с сильным контролем гаметофитной самонесовместимости реакция осуществляется сравнительно рано, о чем свидетельствуют малые значения индекса ингибирования пыльцевых трубок. Торможение пыльцевых трубок в тканях рыльца, отмечаемое у ряда видов с гаметофитной самонесовместимостью (Emerson, 1940; Heard, Beadle, 1980; Foote et al., 1992), на наш взгляд, можно объяснить возможным смещением реагентов самонесовместимости в апикальные районы пестика в процессе его эволюции.

Таким образом, наиболее пóзднее из возможных вариантов проявление реакции в спорофитной системе (после появления пыльцевой трубки и торможения ее в рыльце) и, напротив, максимально раннее проявление гаметофитной самонесовместимости (торможение пыльцевых трубок в рыльце или в апикальной части столбика) обусловлены, во-первых, локализацией продуктов гена S у обеих систем в интине, а во-вторых, имеющейся в рыльце компетенцией узнавания пыльцы у спорофитного типа или тенденцией к ее приобретению — у гаметофитного. И то, и другое, на наш взгляд, можно рассматривать как преемственность структурных механизмов 2 типов самонесовместимости.

С этих позиций можно объяснить и морфологическое проявление гаметофитного контроля самонесовместимости злаков, имеющего фенотип, свойственный спорофитному типу (Shivanna et al., 1978; Heslop-Harrison, 1982). Реакция происходит в результате экспонирования веществ интины/пыльцевой трубки гаметофитного происхождения и реагирования их с пелликулой, которая имеется на рыльцах злаков в отличие от других растений с гаметофитной самонесовместимостью. Наличие в сем. *Poaceae* наряду с признаками высокой морфологической и эмбриологической организации более примитивного типа контроля самонесовместимости, по-видимому, обусловлено особым характером его эволюции, которую объясняют дупликацией локуса S, в результате чего злаки имеют дигенный гаметофитный контроль этого признака (Pandey, 1960; Lundqvist, 1962; Crowe, 1964; Суриков, 1972).

Предположительные пути эволюции структурных механизмов реакции самонесовместимости

Из проведенного анализа структурных механизмов взаимодействия мужского гаметофита с пестиком становится очевидным, что их эволюция обусловливает более раннее взаимное узнавание и соответственно более раннее прерывание взаимодействия в случае самонесовместимости. Структурно это определяется отдалением реагирующих агентов от гаметофита как в пестике, так и в пыльцевом зерне. Эволюция пестиков, происходившая путем срастания краев плодолистиков и переноса рыльца в апикальную позицию, может рассматриваться как средство для отдаления реагентов узнавания от женского гаметофита путем перемещения их в ткани спорофита. Эволюционной вершиной этого процесса явилось сосредоточение продуктов гена самонесовместимости в рыльце, а именно в его специализированной структуре — пелликуле, которая приобрела компетенцию узнавания. Наиболее быстро узнаваемой пестиком «визитной карточкой» пыльцевого зерна также является экстраклеточная, максимально удаленная от гаметофита локализация продуктов гена самонесовместимости, а именно в трифине. И в том, и в другом случае самонесовместимость определяется спорофитом. Аналогию узнавания на уровне гаметофитов, как это происходит у *Gymnospermales*, или гамет, как у ранних цветковых, можно предположить у тех самонесовместимых видов, у которых пыльцевые трубки проникают в семяпочки и даже входят в зародышевый мешок. Это пóзднее и сравнительно энергоемкое проявление самонесовместимости должно определяться взаимодействием 2 гаметофитов — пыльцевой трубки и зародышевого мешка. Нам представляется, что именно таким было исходное проявление реакции самонесовместимости.

Определенный диссонанс в это построение вносят данные о взаимосвязи морфологии экзины (признак, обычно не рассматриваемый в ряду признаков реакции самонесовместимости) и типов самонесовместимости (Zavada, 1984). Показано, что видам с гаметофитной самонесовместимостью, как правило, присуща микроперфоратная и имперфоратная экзина с гранулярной или тектум-коллумелятной эндэкзиной. У видов со спорофитной самонесовместимостью экзина, как правило, ретикулятно-коллумелятная. Такая структура более соответствует функции вместилища продуктов спорофитной фракции, в том числе продуктов генов самонесовместимости, при спорофитном типе контроля. По данным палинологии, структура и скульптурированность экзины самых ранних покрытосеменных имеют значительные различия с таковыми современных цветковых растений с гаметофитным типом самонесовместимости и, напротив, незначительно отличаются от строения и морфологии экзины большинства растений со спорофитным типом. Отсюда неизбежно напрашивается вывод о том, что первичной системой самонесовместимости, возникшей вместе с первыми покрытосеменными в нижнем мелу, была спорофитная (Zavada, 1984). Несмотря на то что эта гипотеза была подвергнута существенной критике (Gibbs, Ferguson, 1987), описанные корреляции следует принять во внимание. Тем более что исходя из анализа структурных механизмов реакции также можно сделать вывод о не столь однозначном пути развития контроля самонесовместимости от гаметофит-

ного к спорофитному, как это принято считать. Не беря на себя ответственности за интерпретацию генетической сущности реакции, мы на основе ее морфологического проявления предлагаем следующие этапы эволюции несовместимого взаимодействия мужского гаметофита с пестиком.

1. Спорофит — гаметофит (наиболее примитивный). Осуществляется в случае домейотической экспрессии гена S в спорофите и локализации его продуктов в интине/пыльцевой трубке и наличия компетенции узнавания у самого женского гаметофита. Пыльцевая трубка, донеся спорофитные вещества узнавания до женского гаметофита, встречается с его детерминантами и отторгается. Морфологически это выражается в ингибировании пыльцевой трубки в завязи: перед зародышевым мешком или при входе в него. Проводя аналогию с голосеменными, где микроспора прорастает на поверхности яйцеклетки, перед этим преодолев сравнительно малое расстояние через ткань нуцеллуса, можно предположить, что такого рода взаимодействие могло возникнуть у ранних цветковых, карпели которых еще не образовали пестик с присущими ему структурами и функциями, что допускает, во-первых, наличие «голых» семяпочек, во-вторых, отсутствие у пестика функции узнавания. Возможно, что именно этот тип реакции наблюдается у *Theobroma cacao* (Cope, 1962) и генетически квалифицируется как гаметофитно-спорофитный (Pandey, 1970).

2. Гаметофит — гаметофит. Осуществляется в случае более поздней экспрессии гена S — в цитоплазме пыльцевого зерна и наличия компетенции узнавания у женского гаметофита. Пыльцевая трубка, в данном случае несущая гаметофитные детерминанты узнавания, реагирует с продуктами женского гаметофита. Ингибирование взаимодействия также осуществляется в завязи, что присуще многим видам с гаметофитным контролем самонесовместимости.

3. Гаметофит — спорофит. Принципиальное отличие от предыдущего взаимодействия заключается в отдалении продуктов узнавания от женского гаметофита в спорофитные ткани пестика. Реакция отторжения осуществляется в разных районах столбика, что характерно для видов с гаметофитным контролем. При наличии пелликулы, как это наблюдается в сем. *Poaceae*, реакция осуществляется на рыльце.

4. Спорофит — спорофит (наиболее совершенный). Осуществляется в случае постмейотической экспрессии гена S — в тапетуме. Компетенция узнавания принадлежит продуктам спорофита: экзине или трифине у пыльцевого зерна и спорофитным тканям пестика. Кульминацией специализации пестика как органа узнавания является наличие на рыльце пелликулы. Кульминацией совершенствования самой реакции самонесовместимости является отсутствие прилипания пыльцы на рыльце как результат взаимодействия трифины и пелликулы. Полагаем, что подобное взаимодействие наблюдается при действии так называемых «сильных» аллелей самонесовместимости у *Brassica*.

Еще раз подчеркнем, что наши представления об эволюции самонесовместимого взаимодействия основаны только на анализе его структурных механизмов. Тем не менее, на наш взгляд, они не входят в противоречие с теоретическими построениями одного из крупнейших специалистов по генетике самонесовместимости К. Pandey (1979). Развивая учение о первичной (межвидовой) и вторичной (внутривидовой) специфичности, он указывает, что первичное узнавание пыльцы семяпочками было примитивной спорофитной детерминацией, которая путем дупликации цистронов преобразовалась в генный комплекс вторичной гаметофитной специфичности (самонесовместимости), в свою очередь эволюирующей в спорофитную самонесовместимость.

Предложенная модель эволюции структурных механизмов реакции самонесовместимости, во-первых, отражает их преемственность у 2 типов генетического контроля самонесовместимости, а во-вторых, на наш взгляд, позволяет в каждом конкретном

случае объяснить примеры исключения из правил, а именно промежуточный или нетипичный для данного типа контроля характер ее морфологического проявления у многих видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Н. И. Вавилов. Избранные произведения. Л., 1967. С. 3—61.

Вишнякова М. А. Ультраструктура цитоплазмы микроспороцитов жимолости в ранней профазе 1 мейоза // Цитология. 1987. Т. 29. № 4. С. 391—398.

Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 137—152.

Вишнякова М. А. Ультраструктура пыльцевого зерна *Lonicera turczaninowii* (*Caprifoliaceae*) в процессе его созревания // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1368—1375.

Вишнякова М. А. Структурные основы действия генов самонесовместимости у цветковых растений // Генетика. 1994а. Т. 30. № 10. С. 1381—1391.

Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы несовместимости у растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994б. 32 с.

Нокс Р. Б. Пыльцевое зерно // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. С. 224—316.

Петрова Е. Ю., *Вишнякова М. А.* Морфологическое проявление самонесовместимости у ряда сортов абрикоса // Научно-техн. бюл. ВИР. 1992. Вып. 230. С. 70—72.

Суриков И. М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Успехи совр. ген. 1972. Вып. 4. С. 119—169.

Суриков И. М., *Вишнякова М. А.* Рост пыльцевых трубок в пестиках цветка яблони (*Malus domestica* Borkh.) в связи с самонесовместимостью // Научно-техн. бюл. ВИР. 1987. Вып. 170. С. 34—38.

Суриков И. М., *Вишнякова М. А.* Соотношение длины тычинок и столбиков цветка яблони в связи с проблемой самонесовместимости // С.-хоз. биология. 1988. № 6. С. 39—42.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л. 1964. 236 с.

Anderson M. A., *Cornish E. C.*, *Mau S.-Z.*, *Williams E. G.* et al. Cloning of cDNA for a stylar glycoprotein associated with expression of self-incompatibility in *Nicotiana alata* // Nature. 1986. Vol. 321. P. 38—44.

Bateman A. J. Self-incompatibility system in angiosperms. 1. Theory // Heredity. 1952. Vol. 6. P. 285—310.

Bernatzky R., *Anderson M. A.*, *Clarke A. E.* Molecular genetics of self-incompatibility in flowering plants // Devel. Genet. 1988. Vol. 9. N 1. P. 1—12.

Brewbaker J. L. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants // J. Heredity. 1957. Vol. 48. P. 271—277.

Brewbaker J. L. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54. P. 1069—1083.

Charlesworth D., *Charlesworth B.* The evolution and breakdown of S-allele systems // Heredity. 1979. Vol. 43. P. 41—55.

Cope F. W. The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao* // Heredity. 1962. Vol. 17. P. 157—182.

Cornish E. C., *Pettitt J. M.*, *Bonig I.*, *Clarke A. E.* Developmentally-controlled, tissue-specific expression of a gene associated with self-incompatibility in *Nicotiana alata* // Nature. 1987. Vol. 326. P. 99—102.

Cresti M., *Went J. L.*, *Pacini E.*, *Willemse M. T. M.* Ultrastructure of transmitting tissue of *Lycopersicon peruvianum* style: development and histochemistry // Planta. 1976. Vol. 132. P. 305—312.

Cresti M., *Ciampolini F.*, *Pacini E.* et al. Untrastructural differences between compatible and incompatible pollen tubes in the stylar transmitting tissue of *Petunia hybrida* // J. Submicr. Cytol. 1979. Vol. 11. P. 209—219.

Cresti M., *Ciampolini F.*, *Sansavini S.* Ultrastructural and histochemical features of pistil of *Malus communis*: The stylar transmitting tissue // Sci. Hort. (Neth.). 1980. Vol. 12. N 4. P. 327—337.

Crowe L. K. The evolution of outbreeding in plants. I. The angiosperms // Heredity. 1964. Vol. 19. N 3. P. 435—457.

Dickinson H. G. Cytoplasmic differentiation during microsporogenesis in higher plants // Acta Soc. Bot. Pol. 1981. Vol. 50. N 1—2. P. 3—12.

Dickinson H. G. Self-incompatibility in flowering plants // Bioassays. 1990. Vol. 12. N 4. P. 155—161.
Dickinson H. G., Andrews L. The role of membrane-bound cytoplasmic inclusions during gametogenesis in *Lilium longiflorum* Thunb. // Planta. 1977. Vol. 134. P. 229—240.
Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. Ribosomes, membranes and organelles during meiosis in angiosperms // Phyl. Transact. R. Soc. Lond. B. 1977. Vol. 277. P. 327—342.
Dickinson H. G., Lewis D. Cytochemical and ultrastructural differences between intraspecific compatible and incompatible pollinations in *Raphanus* // Proc. R. Soc. Lond. B. 1973. Vol. 183. P. 21—38.
Dulberger R. S-gene action and the significance of characters in the heterostylous syndrome // Heredity. 1975. Vol. 35. N 3. P. 407—415.
Dumas C., Gaude T. Stigma-pollen recognition and pollen hydration // Phytomorphology. 1983. Vol. 31. N 3—4. P. 191—201.
Echlin P. The role of tapetum during microsporogenesis in anther // Pollen: development and physiology. London, 1971. P. 41—61.
Elleman C. J., Willson C. E., Sarker R. H., Dickinson H. G. Interaction between the pollen tube and stigmatic cell wall following pollination in *Brassica oleracea* // New Phytol. 1988. Vol. 109. N 1. P. 111—117.
Elleman C. J., Dickinson H. G. Pollen-stigma interactions in *Brassica*. IV. Structural reorganization in the pollen grain during hydration // J. Cell Sci. 1990. Vol. 80. P. 141—157.
Emerson S. H. Growth of incompatible pollen tubes in *Oenothera organensis* // Bot. Gaz. 1940. Vol. 101. P. 890—911.
Foote H. C. C., Walker E. A., Ride J. P. et al. Cloning of the self-incompatibility gene from *Papaver rhoeas* // Plant reproductive biology. Abstracts of XII Intern. Congress on sexual plant reprod. Columbus, USA, 1992. P. 20.
Ghosh S., Shivanna K. R. Anatomical and cytochemical studies on the stigma and style in some legumes // Bot. Gaz. 1982. Vol. 143. N 3. P. 311—318.
Gibbs P. E., Ferguson I. K. Correlations between pollen exine sculpturing and angiosperms self-incompatibility systems — a reply // Plant Syst. Evol. 1987. Vol. 157. P. 143—159.
Haring V., Gray J. E., McGlure B. A. et al. Self-incompatibility: a self-recognition system in plants // Science, 1990. Vol. 250. N 91842. P. 937—941.
Heard Y. R., Beadle D. J. The site of the self-incompatibility mechanism in *Tradescantia pallida* // Ann. Bot. 1980. Vol. 45. N 3. P. 251—256.
Heslop-Harrison J. Ribosome site and S-gene action // Nature. 1968a. Vol. 218. P. 90—91.
Heslop-Harrison J. Tapetal origin of pollen coat substances in *Lilium* // New Phytologist. 1968b. Vol. 67. N 4. P. 779—786.
Heslop-Harrison J. The pollen grain wall // Science, 1968c. N 161. P. 230—237.
Heslop-Harrison J. Incompatibility and the pollen-stigma interaction // Ann. Rev. Plant Physiol. 1975a. Vol. 26. P. 403—425.
Heslop-Harrison J. The physiology of the pollen grain surface // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 1975b. Vol. 190. P. 275—299.
Heslop-Harrison J. Aspects of the structure, cytochemistry and germination of the pollen of the rye // Ann. Bot. 1979. Suppl. 1. P. 1—47.
Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in grasses // Science. 1982. Vol. 215. N 4538. P. 1358—1364.
Heslop-Harrison J. Self-incompatibility: phenomenology and physiology // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 1983. Vol. 218. P. 371—395.
Heslop-Harrison J., Dickinson H. G. A cycle of sphaerosome aggregation and disaggregation correlated with the meiotic division in *Lilium* // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. P. 195—199.
Heslop-Harrison J., Dickinson H. G. Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium* // Planta. 1969. Vol. 84. P. 199—214.
Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen-stigma interaction in the *Leguminosae*: constituents of the stylar fluid and stigma secretion of *Trifolium pratense* L. // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. P. 729—735.
Heslop-Harrison J., Knox R. B, Heslop-Harrison Y., Mattsson O. Pollen-wall proteins: emission and role in the incompatibility response // Biol. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 7. Suppl. 1. P. 189—202.
Heslop-Harrison Y. Enzyme release in insectivorous plants // Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam, 1975. Vol. 4. P. 525—576.
Heslop-Harrison Y. The pollen-stigma interaction: pollen-tube penetration in *Crocus* // Ann. Bot. 1977. Vol. 41. P. 913—922.
Jacob V. J. Self-incompatibility mechanism in *Cola nitida* // Incompat. Newslett. 1973. N 3. P. 60—61.

Kamboj R., Jackson J. F. Self-incompatibility alleles control a low-molecular-weight, basic protein in pistils of *Petunia hybrida* // Theor. Appl. Genet. 1986. Vol. 71. P. 815—819.

Kandasamy M. K., Dwyer K. G., Paollilo D. J. et al. *Brassica* S-proteins accumulate in the intercellular matrix along the path of pollen tubes in transgenic tobacco pistils // Plant Cell. 1990. Vol. 2. P. 39—49.

Kandasamy M. K., Paolillo D. J., Faraday C. D. et al. The S-locus specific glycoproteins in *Brassica* accumulate in the cell wall of developing stigma papillae // Dev. Biol. 1989. Vol. 134. P. 462—472.

Kenrick J., Knox R. B. Structure and cytochemistry of the stigma and style of some Australian species of *Acacia* // Austral. J. Bot. 1981. Vol. 29. P. 733—745.

Knox R. B. Pollen-wall proteins: localisation, enzymic and antigenic activity during development in *Gladiolus* // J. Cell Sci. 1971. Vol. 9. P. 209—237.

Knox R. B., Heslop-Harrison J. Intine-held antigenes on the stigma of *Phalaria* // J. Cell Sci. 1971. Vol. 9. P. 239—251.

Knox R. B., Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Pollen wall proteins: localisation and characterisation of gametophytic and sporophytic fractions // Biol. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 7. Suppl. 1. P. 177—187.

Labarca C., Kroh M., Loewus F. The composition of stigmatic exudate from *Lilium longiflorum*. Labelling studies with myo-inositol, d-glucose and L-proline // Plant Physiol. 1970. Vol. 46. P. 150—156.

Lewis D., Verma S. C., Zuberi M. I. Gametophytic-sporophytic incompatibility in the *Cruciferae*: *Raphanus sativus* // Heredity. 1988. Vol. 61. N 3. P. 355—366.

Lord E. M., Webster B. D. The stigmatic exudate of *Phaseolus vulgaris* L. // Bot. Gaz. 1979. Vol. 140. P. 266—271.

Lundqvist A. The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin // Hereditas, 1962. Vol. 48. N 1—2. P. 153—168.

Mackenzie A., Heslop-Harrison J., Dickinson H. G. Elimination of ribosomes during meiotic prophase // Nature. 1967, N 215. P. 997—999.

Mascarenhas J. P. Gene activity during pollen development // Ann. Rev. Plant Physiol. 1990. Vol. 41. P. 317—338.

Mattsson O., Knox R. B., Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Protein pellicle of stigmatic papillae as a probable recognition site in incompatibility reaction // Nature. 1974. Vol. 247. P. 298—300.

Mau S.-L., Raff J., Clarke A. E. Isolation and partial characterization of components of *Prunus avium* L. styles, including an antigenic glycoprotein associated with a self-incompatibility genotype // Planta. 1982. Vol. 156. P. 505—516.

Mau S.-L., Williams E. G., Atkinson A. et al. Style protein of a wild tomato (*Lycopersicon peruvianum*) associated with expression of self-incompatibility // Planta. 1986. Vol. 169. P. 184—191.

Miki-Hirosige H., Hoek I. H. S., Nakamura S. Secretion from the pistil of *Lilium longiflorum* // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 11. P. 1709—1715.

Moore H., Nasrallah J. B. A *Brassica* self-incompatibility gene is expressed in the stylar transmitting tissue of transgenic tobacco // Plant Cell. 1990. Vol. 2. P. 29—38.

Nasrallah J. B., Kao T. H., Chen C.-H. et al. Amino acid sequence of glycoproteins encouded by three alleles of the S-locus *Brassica oleracea* // Nature. 1987. Vol. 326. P. 617—619.

Nasrallah J. B., Kao T. H., Goldberg M. L., Nasrallah M. E. A cDNA clone incoding an S-locus specific glycoprotein from *Brassica oleracea* // Nature. 1985. Vol. 318. N 6043. P. 363—367.

Nasrallah J. B., Nasrallah M. E. Electrophoretic heterogeneity exhibited by the S-allele specific glycoproteins of *Brassica* // Experimentia. 1984. Vol. 40. P. 279—281.

Nasrallah J. B., Nishio T., Nasrallah M. E. The self-incompatibility genes of *Brassica*: expression and use in genetic ablation of floral tissues // Ann. Rev. Plant Physiol. 1991. Vol. 42. P. 393—422.

Nasrallah M. E., Wallace D. H. Immunogenetics of self-incompatibility in *Brassica oleracea* // Heredity. 1967. Vol. 22. P. 519—527.

Nasrallah M. E., Wallace D. H., Savo R. M. Genotype, protein phenotype, relationships in self-incompatibility in *Brassica* // Genet. Res. 1972. Vol. 17. P. 151—160.

Nettancourt D., Devreux M., Bozzini A. et al. Ultrastructural aspects of the self-incompatibility mechanism in *Lycopersicon peruvianum* // J. Cell Sci. 1973. Vol. 12. P. 403—419.

Owens S. J. Self-incompatibility in *Commelinaceae* // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. P. 567—581.

Pandey K. K. Time of S-allele action // Nature. 1958. Vol. 181. P. 1220—1221.

Pandey K. K. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in Angiosperms // Evolution. 1960. Vol. 14. P. 98—110.

Pandey K. K. Time and site of S-gene action, breeding systems and relationships in incompatibility // Euphytica. 1970. Vol. 19. P. 364—372.
Pandey K. K. Overcoming incompatibility and promoting genetic recombination in flowering plants // New Zeal. J. Bot. 1979. Vol. 17. N 4. P. 645—663.
Pandey K. K. Evolution of incompatibility systems in plants: origin of «independent» and «complementary» control of incompatibility in angiosperms // New Phytol. 1980. Vol. 84. N 2. P. 381—400.
Richards A. J. Plant breeding systems. London, 1986. 529 p.
Roberts I. N., Stead A. D., Ockendon D. J., Dickinson H. G. A glycoprotein associated with the acquisition of the self-incompatibility system by maturing stigmas of *Brassica oleracea* // Planta. 1979. Vol. 146. P. 179—183.
Roberts I. N., Stead A. D., Ockendon D. J., Dickinson H. G. Pollen-stigma interactions in *Brassica oleracea* // Theor. Appl. Genet. 1980. Vol. 58. P. 241—246.
Roberts I. N., Harrod G., Dickinson H. G. Pollen-stigma interactions in *Brassica oleracea.* II. The fate of stigma surface proteins following pollination and their role in the self-incompatibility response // J. Cell Sci. 1984. Vol. 66. P. 255—264.
Ruiter R. K., Gerben J., Eldik M. M. A. van et al. Pollen coat proteins of *Brassica oleracea* and their involvement in anther development and pollination // Frontiers in sexual plant reproduction research. Vienna, 1994. P. 83.
Sarker R. H., Elleman C. J., Dickinson H. G. Control of pollen hydration in *Brassica* requires continued protein synthesis and glycosylation is necessary for interspecific incompatibility // Proc. Natl. Acad. Sci. 1988. Vol. 85. P. 4340—4344.
Sassen M. M. A. The stylar transmitting tissue // Acta Bot. Neerl. 1974. Vol. 23. N 2. P. 99—108.
Satina S. Periclinal chemerae in *Datura* in relation to development and structure (A) of the style and stigma (B) of calyx and carolla // Amer. J. Bot. 1944. Vol. 31. P. 493—502.
Shivanna K. R., Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J. Inhibition of the pollen tube in the self-incompatibility response of grasses // Incomp. Newslet. 1978. N 10. P. 5—7.
Shivanna K. R., Sastri D. C. Stigma-surface esterase activity and stigma receptivity in some taxa characterized by wet stigmas // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. N 1. P. 53—64.
Stead A. D., Roberts I. N., Dickinson H. G. Pollen-stigma interaction in *Brassica oleracea.* The role of stigmatic proteins in pollen grain adhesion // J. Cell Sci. 1980. Vol. 42. P. 417—423.
Taroda N., Gibbs P. E. Floral biology and breeding system of *Sterculia chicha* St. Hil. (*Sterculiaceae*) // New Phytologist. 1982. Vol. 90. N 4. P. 735—743.
Vishnyakova M. A., Gavrilova V. A. Morphological manifestation of self-incompatibility in *Helianthus* L. species // Abstracts of Intern. *Compositae* Conf. Kew; UK, 1994. P. 131.
Vitanage H. I. M. V. Pollen-stigma interactions: development and cytochemistry of stigma papillae and their secretions in *Annona squamosa* L. (*Annonaceae*) // Ann. Bot. 1984. Vol. 54. N 2. P. 153—167.
Whitehouse H. L. Incompatibility of pollen and style in the evolution of the angiosperms // Ann. Bot. 1950. Vol. 14. N 54. P. 199—216.
Whitehouse H. L. Origin of angiosperms // Nature. 1960. Vol. 188. N 4754. P. 957.
Zavada M. S. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms // Plant Syst. Evol. 1984. Vol. 147. N 1—2. P. 63—78.
Zavada M. S., Taylor T. N. The role of self-incompatibility and sexual selection in the gymnosperm—angiosperm transition // Amer. Natur. 1986. Vol. 128. P. 538—550.
Zuberi M. I., Lewis D. Gametophytic—sporophytic incompatibility in the *Cruciferae—Brassica campestris* // Heredity. 1988. Vol. 61. P. 367—377.

Всероссийский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 25 VII 1996

SUMMARY

The principle differences in morphological characters of self-incompatibility reaction of sporophytic and gametophytic types are discussed. Despite the difference in the types of pollen grains, stigmas, styles and sites of the response in the species with these two types of self-incompatibility a number of examples where mixed characters exist within the same species are recorded. Based on these data and on the analysis of morphological manifestation of the response in different

species, the ways of the evolution in the structural mechanisms of this response at the cellular, tissular and organ levels are hypothesized. These ideas allow us (1) to reconcile two points of view on the question about the site and time of S-gene expression in sporophytic type of control; (2) to explain the structural basis of variation in the morphological manifestation of the response in different species and (3) to disclose the evolutionary succession of structural mechanisms in the two types of response which explains the examples of the deviation in the morphological manifestation of the corresponding type of genetic control. The hypotetical evolution of self-incompatible pollen-pistil interaction is suggested.

УДК 581.524.4 (–924/–925)

© Е. А. Волкова

СИСТЕМА ЗОНАЛЬНО-СЕКТОРНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЕВРАЗИАТСКОМ КОНТИНЕНТЕ

E. A. VOLKOVA. SYSTEM OF ZONAL-SECTORAL VEGETATION DISTRIBUTION IN EURASIAN CONTINENT

Приведена краткая характеристика растительного покрова Евразии на основе разработанной автором системы широтных (зональных) и долготных (секторных) ботанико-географических подразделений. Выделено 7 биоклиматических поясов, 24 широтные зоны, в северной части континента проведено подзональное деление. Намечено 5 крупных секторов, сменяющих друг друга от западного побережья материка до восточного. Составлена карта зонального деления растительного покрова Евразии.

Евразия — самый крупный континент, благодаря своим размерам он уникален по разнообразию природных компонентов. Из-за огромного широтного протяжения на нем представлены все географические зоны от арктической до экваториальной и все северные внетропические и тропические типы растительности. Значительная долготная протяженность обусловливает секторную дифференциацию растительного покрова. Сочетание зональных и секторных особенностей, а также наличие высочайших горных систем создают максимальное разнообразие типов растительного покрова.

Вопросам зональной дифференциации природных компонентов суши земного шара как общепланетарной закономерности, связанной с изменениями соотношения тепла и влаги от полюса к экватору, посвятили свои работы многие географы (Будыко, 1948, 1955; Фридланд, 1959; Исаченко, 1965, 1971; Григорьев, 1966; Лукашева, 1966; Мильков, 1969; Калесник, 1970, и др.).

Другая планетарная закономерность Земли — секторность, которая проявляется в неодинаковом характере смен зон в разных частях суши, что связано с долготным (континентально-океаническим) переносом тепла и влаги. На существование различных систем зон в океанических и континентальных частях материков указывали многие ученые (Herbertson, 1905; Комаров, 1921; Яунпутнинь, 1946), позднее более детальные схемы секторного деления были разработаны П. С. Макеевым (1954), А. А. Григорьевым (1966), Е. Н. Лукашевой (1966). Ботаниками предложено секторное деление для отдельных зон: Б. А. Юрцевым, А. И. Толмачевым и О. В. Ребристой (1978), B. A. Yurtsev (1994) — для Арктики; Л. Хамет-Ахти (1976) — для бореальной зоны; З. В. Карамышевой (1993) — для степной; Е. М. Лавренко (1940, 1950) — для всего бывшего СССР и Палеарктики в целом.

В настоящей работе сделана попытка анализа планетарных закономерностей распределения растительного покрова на всем Евразиатском континенте. Благодаря созданию новых карт растительности материков, в том числе карты растительности Европы (Gribova, 1955) и карты растительности Азии (Volkova, 1995), созданных для электронного атласа «Our Earth», стало возможным представить детальную схему зонального деления растительного покрова Евразии (рис. 1) и схему секторной дифференциации этого континента (рис. 2). Следует отметить, что для северной части материка (арктической и субарктической, бореальной, суббореальной растительности) в отечественной ботанической географии существуют хорошо разработанные схемы зонального деления, а особенно для территории бывшего СССР. Зональное

деление центральной и южной части материка осуществлено автором на основании новейших литературных и картографических источников. Среди последних наиболее значимыми являются: «Карта растительности СССР» (1990), «Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области)» (1995), «Карта растительности Монгольской Народной Республики» (1990), «Vegetation map of China» (1979), «Vegetation of China...» (1983), «Potential natural vegetation map of Japan» (1975), «Carte de la végétation potentielle de la région Méditerranéenne» (Quezel, Barbero, 1985), «Tubinger Atlas des Vorderen Orients» (1977—1989). До настоящего времени не потеряла своего значения «Карта растительности Азии» А. Н. Лукичевой (1964) (под редакцией В. Б. Сочавы).

Краткая характеристика растительного покрова Евразии приводится на основе разработанной автором системы широтных (зональных) и долготных (секторных) ботанико-географических единиц. Наиболее крупными зональными подразделениями, проявляющимися на всех материках, являются биоклиматические (или физико-географические) пояса, которые включают в себя системы широтных зон, обусловленных определенными типами климата.[1] На Евразиатском континенте выделяется 7 таких поясов: 1) арктический и субарктический; 2) бореальный; 3) суббореальный; 4) суббореально-субтропический; 5) субтропический; 6) тропический и субэкваториальный; 7) экваториальный.[2] Пояса охватывают широтные отрезки от западных до восточных границ материка.

Анализ долготных закономерностей распределения растительности позволил выделить 5 наиболее крупных секторов, отличающихся по структуре зональности (набор зон, степень их выраженности) и характеру растительности долготных вариантов одной и той же зоны (формационный состав господствующих на плакорах и характерных неплакорных сообществ, своеобразие типов поясности в горах). Таким образом, выделены следующие секторы: 1) Западноевропейско-Средиземноморский (Приатлантический); 2) Центральновосточноевропейско-Малоазиатский; 3) Западносибирско-Переднеазиатский; 4) Восточносибирско-Центральноазиатский; 5) Восточно-Южноазиатский (Притихоокеанский). В отличие от широтных поясов не все секторы охватывают полностью весь материк с севера на юг.

Внутри биоклиматических поясов детально рассмотрены зональная и подзональная дифференциации растительности. На территориях, где расположены крупные горные массивы, отрезки зональных границ проведены гипотетически (условно выравнивая горы и котловины). Это касается, например, Кавказа, Южной Сибири, северной Монголии и других горных регионов. Исключение составляет лишь Тибет, который показан на зональной схеме самостоятельно с присущими ему высокогорными типами растительности. В пределах зон и подзон отмечены региональные особенности растительного покрова.

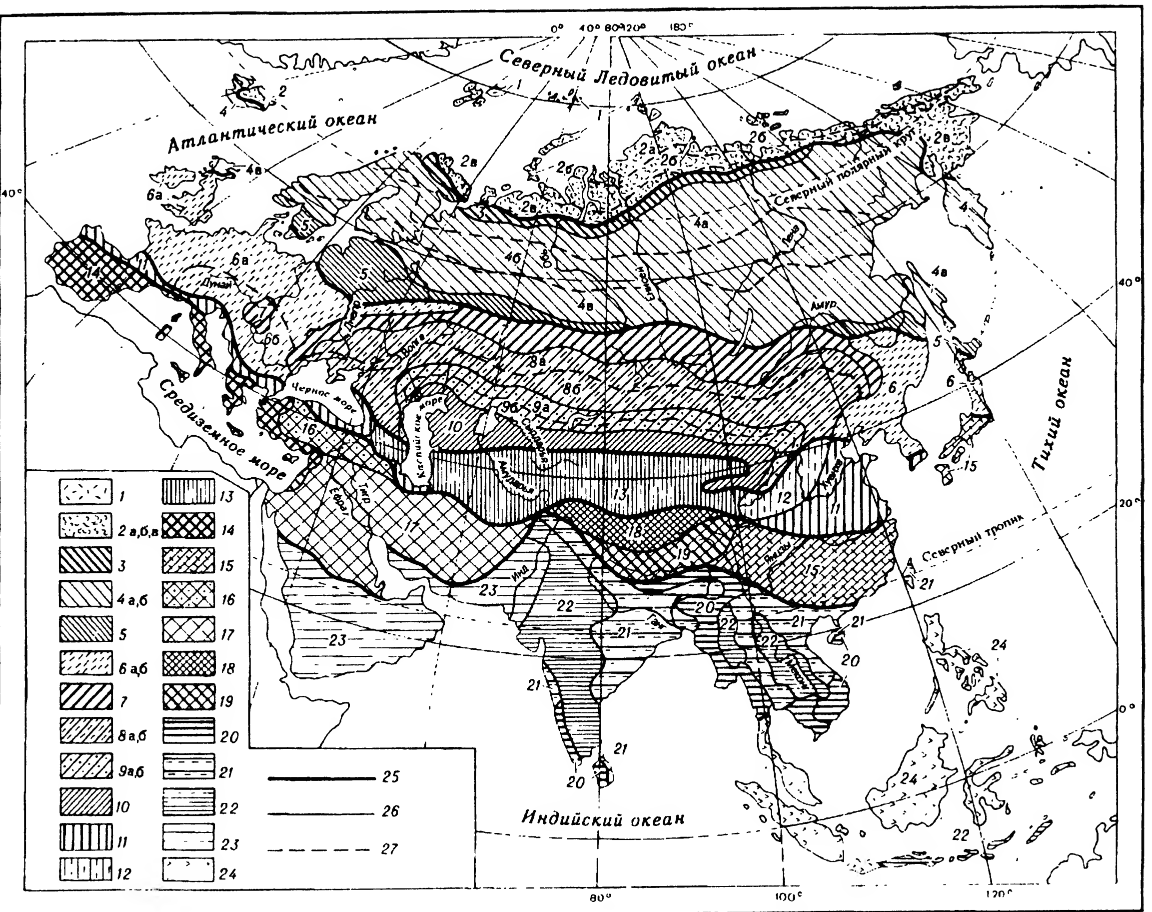
Самый северный пояс континента характеризуется арктической и субарктической растительностью, которая формируется в условиях полярного климата со средней температурой самого теплого месяца ниже 12 °С (Иванов, 1956). В этом поясе представлены 2 зоны (полярных пустынь и тундр), которым свойственны низкая теплообеспеченность, продолжительная суровая зима, многолетняя мерзлота, безлесье, низкая биологическая продуктивность. Для полярных пустынь характерно и низкое годовое количество осадков (около 200 мм).

Полярные пустыни распространены на островах Северного Ледовитого океана: Северо-Восточная Земля (архипелаг Шпицберген), Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, северный о-в Новой Земли (рис. 1, *1*). Растительный покров крайне разрежен,

---

[1] Термин «биоклиматический пояс» принят в географической литературе для показа глобальных широтных изменений среды (в отличие от «высотного пояса», отражающего изменения растительного покрова по вертикали в горных районах).

[2] Субарктическая растительность объединена с арктической в пределах одного пояса, так как представлена одним тундровым типом растительности. В один пояс также объединены тропическая и субэкваториальная растительность, существующая (в отличие от экваториальной) в условиях тропических муссонов с выраженной сезонной ритмикой растений.


Северный Ледовитый океан
Атлантический океан
Тихий океан
Индийский океан
Средиземное море
Черное море
Северный полярный круг
Северный тропик
1
2 а,б,в
3
4 а,б
5
6 а,б
7
8 а,б
9а,б
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

накипные и листоватые лишайники образуют лишь несомкнутые группировки, иногда с участием наиболее криофитных видов цветковых растений.

Тундровая зона расположена к югу от полярных пустынь, образуя хорошо выраженную полосу на северной окраине Евразиатского континента. В растительном покрове этой зоны четко проявляется внутризональная дифференциация и выделяются 3 подзоны, которые сменяют друг друга с севера на юг (Александрова, 1971; Карта растительности СССР, 1990): подзона арктических тундр с господством травяно-кустарничково-моховых типов тундровых сообществ (рис. 1, 2*а*); подзона северных (или типичных) тундр, в которых наряду с арктическими видами участвуют и гипоарктические (рис. 1, 2*б*); подзона южных тундр, представленных кустарниковыми, кустарничковыми, кочкарно-пушицевыми сообществами (рис. 1, 2*в*). Подзональные смены тундровых сообществ происходят на небольшом расстоянии из-за быстрой смены термических условий при удалении от Северного Ледовитого океана. Поэтому ширина тундровых подзон невелика.

Региональные особенности тундровой растительности проявляются достаточно ярко. В полосе арктических тундр, распространенных лишь на островах Северного Ледовитого океана в европейской части материка и на северной окраине азиатской части, выделяются новоземельские тундры с господством сообществ *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*, *Deschampsia brevifolia*, *Salix polaris*; западносибирские с той же осокой и *Dryas octopetala*, восточносибирские с *Dryas punctata*, *Alopecurus alpinus*; чукотские с *Eriophorum polystachion*, *Carex lugens*. Набор доминирующих видов мхов в разных вариантах арктических тундр сходен (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*).

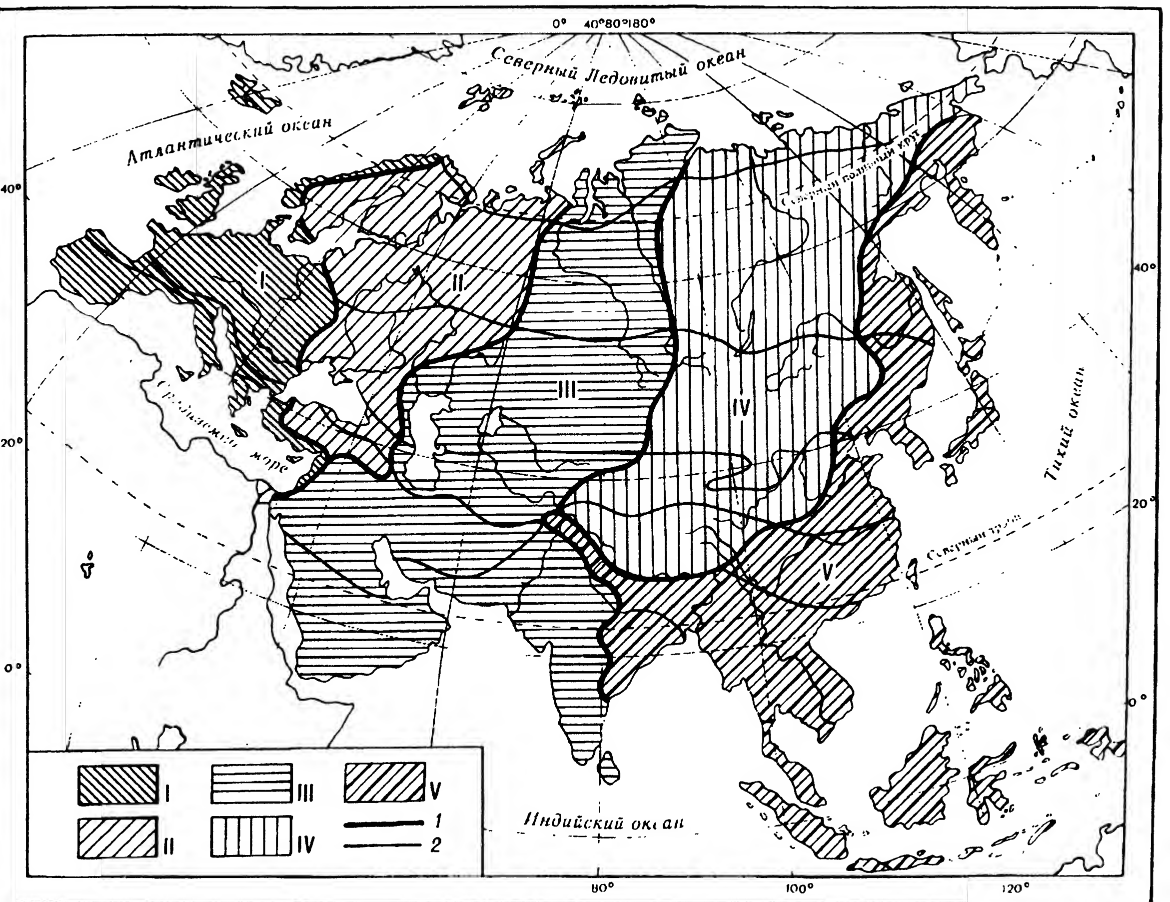
В подзоне северных (типичных) тундр наблюдается некоторое сходство в составе восточноевропейских и западносибирских тундровых сообществ. Региональные особенности типичных тундр прослеживаются, например, по участию гипоарктических кустарников (*Betula nana* — в восточноевропейско-западносибирских тундрах, *B. exilis* — в восточносибирских). Существенно отличаются чукотские кочкарные тундры с участием *Eriophorum vaginatum*, *Ledum decumbens*.

Наиболее существенны региональные различия в подзоне южных тундр, где сказывается влияние бореальной растительности. Здесь выделяются североприатлантические тундры Кольского п-ова с участием *Empetrum hermaphroditum*; восточноевропейские кустарниковые тундры с *Salix phylicifolia*, *S. lapponum*; западно-среднесибирские с *Salix lanata*, *S. glauca*, *Duschekia fruticosa*; охотские кочкарные тундры с *Eriophorum vaginatum*, *Ledum decumbens*.

Южная граница тундровой зоны смещается к северу или к югу, отклоняясь от строго широтного направления, в зависимости от степени континентальности климата и влияния на прилегающую сушу холодных или теплых океанических течений. Наиболее далеко на юг в Евразии тундры заходят у восточных побережий континента, омываемых холодным Камчатским течением. Во внутренних частях континента (Восточная Сибирь), где благодаря континентальности климата летние температуры выше, чем на восточном побережье, южная граница тундр смещается к северу более чем на 10° широты. В Западной Сибири и на северо-востоке Европы из-за уменьшения континентальности климата граница тундр смещается к югу и проходит примерно

Рис. 1. Схема зонального деления растительного покрова Евразии.

Арктическая и субарктическая растительность: *1* — полярные пустыни, *2* — тундры (*а* — арктические, *б* — северные, *в* — южные). **Бореальная растительность**: *3* — лесотундра, *4* — таежные леса (*а* — северные, *б* — средние, *в* — южные), *5* — подтайга. **Суббореальная растительность**: *6* — широколиственные листопадные леса (*а* — северные, *б* — южные), *7* — лесостепь, *8* — степи (*а* — разнотравно-злаковые, *б* — типичные дерновиннозлаковые), *9* — полупустыни (*а* — северные, *б* — южные), *10* — пустыни. **Суббореально-субтропическая растительность**: *11* — широколиственные леса с вечнозелеными элементами, *12* — степи, *13* — пустыни. **Субтропическая растительность**: *14* — переменновлажные вечнозеленые жестколистные леса и кустарники, *15* — постоянновлажные вечнозеленые жестколистные леса, *16* — степи, *17* — пустыни, *18* — высокогорные пустыни и полупустыни, *19* — высокогорные степи. **Тропическая и субэкваториальная растительность**: *20* — влажные вечнозеленые леса, *21* — переменновлажные листопадно-вечнозеленые леса, *22* — редколесья и саванны, *23* — пустыни. **Экваториальная растительность**: *24* — вечнозеленые дождевые леса. Границы: *25* — биоклиматических поясов, *26* — широтных зон, *27* — подзон.


Северный Ледовитый океан
Атлантический океан
Тихий океан
Индийский океан
Средиземное море
Северный полярный круг
Северный тропик
I
II
III
IV
V
1
2
0°
40°
80°
180°
20°
100°
120°

по широте Полярного круга. На севере Фенноскандии, находящейся под влиянием теплых течений, она вновь смещается к северу.

Далее к югу расположен бореальный пояс, который имеет максимальное широтное простирание и однотипную зональную структуру на всем протяжении с запада на восток (за исключением приокеанических отрезков). Этот пояс характеризуется умеренно холодным климатом со средней температурой самого теплого месяца выше 12 °С, продолжительностью периода со среднесуточной температурой воздуха выше 10° менее 120 дней, длительной зимой, избыточным увлажнением и господством хвойных лесов.

В этом поясе представлены 3 зоны: основная — зона таежных лесов (рис. 1, *4*) и 2 переходные — зона лесотундры (рис. 1, *3*) на севере и зона смешанных лесов (подтайга) (рис. 1, *5*) на юге. Так же как и в поясе арктической и субарктической растительности, основной фактор зональной дифференциации — термический (Фридланд, 1959; Лукашева, 1966).

Зона лесотундры (рис. 1, *3*) образует переходную полосу между тундрой и тайгой. Границы этой полосы обычно расплывчаты, растительный покров представляет собой чередование тундровых сообществ с группами деревьев и редколесьем. Зональная принадлежность лесотундры (в качестве самостоятельной зоны или подзоны тундры либо тайги) всегда была спорным вопросом. В данной схеме она рассматривается как самостоятельная зона в пределах бореального пояса. По климатическим показателям (теплообеспеченность, продолжительность вегетационного периода) зона лесотундры ближе к северотаежным лесам, однако биологическая продуктивность лесотундровой растительности в среднем значительно ниже, чем таежной.

Региональные различия лесотундровой растительности проявляются прежде всего в древесном ярусе. В северной Скандинавии это березовые редколесья из *Betula czerepanovii*, в Восточной Европе — еловые редколесья из *Picea obovata*, а в азиатской части континента — лиственничные редколесья из *Larix sibirica* (западносибирские), *L. gmelinii* (среднесибирские), *L. cajanderi* (восточносибирские).

В пределах бореального пояса Евразии представлена наибольшая площадь хвойных лесов. В Европе — это темнохвойные еловые леса из *Picea abies*, *P. obovata* и гибридных форм этих видов; в Западной Сибири — темнохвойные, преимущественно полидоминантные леса из ели (*Picea obovata*), пихты (*Abies sibirica*) и кедровой сосны (*Pinus sibirica*), а в северной подзоне из лиственницы (*Larix sibirica*); в Восточной Сибири господствуют светлохвойные лиственничные леса (*Larix gmelinii* и *L. cajanderi*). Во всей таежной зоне на легких почвах и кристаллических породах распространены сосновые (*Pinus sylvestris*) леса; характерны разные типы болот.

В таежных лесах четко выражена внутризональная дифференциация растительного покрова (Ahti et al., 1968; Лавренко, Исаченко, 1976; Растительность..., 1980; Сочава, 1980). Выделяются 3 подзоны: северная (рис. 1, *4а*), средняя (рис. 1, *4б*) и южная (рис. 1, *4в*) тайга. Основные признаки подзонального деления таежных лесов: изменение структуры сообществ, флористического состава нижних ярусов, увеличение высоты и сомкнутости древостоя, продуктивности сообществ с севера на юг.

Особо следует сказать о приокеанической растительности бореального пояса. На западной (юго-запад Исландии, о-ва Норвежского моря, север Скандинавии) и восточной (Камчатка, Курильские о-ва) окраинах континента распространены своеобразные типы растительного покрова с преобладанием сообществ высокотравья и лиственных редколесий. В приатлантической части материка характерны березовые редколесья из *Betula czerepanovii*, на Камчатке и Курильских о-вах — разреженные леса из каменной березы (*Betula ermanii*) с развитым ярусом высокотравья (*Filipen-*

Рис. 2. Схема секторной дифференциации растительного покрова Евразии.

Секторы: I — Западноевропейско-Средиземноморский (Приатлантический), II — Центральновосточноевропейско-Малоазиатский, III — Западносибирско-Переднеазиатский, IV — Восточносибирско-Центральноазиатский, V — Восточно-Южноазиатский (Притихоокеанский). Границы: *1* — секторов, *2* — биоклиматических поясов.

dula camtschatica, *Heracleum lanatum*). Своеобразие растительного покрова этих регионов связано прежде всего с особенностями климата, а в притихоокеанской части материка также в значительной степени с активным вулканизмом, оказывающим большое влияние на все природные компоненты.

Переход от бореальной растительности к суббореальной образуют подтаежные леса (рис. 1, *5*), выделенные в самостоятельную зону, как и лесотундры. По теплообеспеченности и количеству осадков эта зона близка к таежной, однако сумма активных температур здесь выше, а зимы более мягкие. Это дает возможность произрастать смешанным лесам, в которых наряду с хвойными доминируют широколиственные породы. В западной части континента (в пределах Западноевропейско-Средиземноморского сектора) подтаежные леса представлены на севере Шотландии и юго-западе Скандинавии сосново-широколиственными лесами из *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*. Далее на восток в Центральной и Восточной Европе распространены елово-широколиственные леса (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Picea abies*). В Центральной Европе ширина этой зоны достигает 6—7°; по мере увеличения континентальности климата подтаежная зона резко сужается. В Западной Сибири, где климат препятствует распространению широколиственных лесов, подтаежные леса представлены мелколиственными березовыми и осиновыми (*Betula pendula*, *Populus tremula*) лесами с лугово-лесным и лугово-степным покровом. Ширина этого отрезка зоны невелика. В Восточной Сибири зона подтайги не выражена, и тайга непосредственно контактирует с лесостепью. На востоке континента подтайга вновь образует неширокую полосу и представлена дубово-лиственничными лесами (*Larix gmelinii*, *Quercus mongolica*).

Южная граница подтайги и бореального пояса в целом также отклоняется от строго широтного направления. Наиболее южного положения эта граница достигает на востоке континента, где сказывается воздействие холодных течений, а также зимнего Сибирского антициклона.

Секторное деление растительности всего циркумбореального пояса рассмотрено в работе Л. Хамет-Ахти (1976).

Бореальная растительность по мере увеличения запасов тепла сменяется суббореальной, которая, хотя и образует сплошной биоклиматический пояс, отличается значительной неоднородностью как в широтном, так и в долготном направлениях. Этот пояс характеризуется умеренно теплым типом климата, при котором продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше 10° становится более 120 дней. Таким образом, в этом поясе увеличивается продолжительность активной вегетации, возрастает интенсивность биогенного круговорота веществ и биологическая продуктивность.

Структура зональности растительного покрова различна в приокеанических и внутриконтинентальных частях материка. В приатлантической части (в пределах Западноевропейско-Средиземноморского сектора) представлена зона листопадных широколиственных лесов, ширина которой местами достигает 13° по широте (рис. 1, *6*). Европейские широколиственные леса довольно бедны по видовому составу по сравнению со своими восточноазиатскими аналогами, что связано с четвертичным оледенением и с их относительной молодостью. Здесь наиболее распространены дубовые леса из *Quercus robur* и *Q. petraea*, в меньшей степени грабовые из *Carpinus betulus*; в приатлантической части — буковые из *Fagus sylvatica*, ясеневые из *Fraxinus excelsior*. В качестве содоминантов участвуют некоторые виды *Tilia*, *Acer*, *Ulmus*.

В пределах этой широкой зоны прослеживаются 2 подзональные полосы (рис. 1, *6а* и *6б*). Климатически они различаются большей теплообеспеченностью и усилением сухости и континентальности в южной подзоне. В растительном покрове южных широколиственных лесов начинают доминировать более теплолюбивые виды дубов (*Quercus cerris* и *Q. frainetto*), а в более континентальной части этой подзоны проявляется остепнение в травяном ярусе дубовых и сосново-дубовых лесов.

Симметрично западному ареалу листопадные широколиственные леса расположены в восточной притихоокеанской части Евразиатского материка. Эти леса сущест-

венно отличаются от европейских аналогов вследствие более длительного развития, не прерывавшегося материковыми оледенениями, а также благодаря муссонному режиму тепла и увлажнения. Дальневосточные широколиственные леса характеризуются богатым видовым составом и многоярусной структурой. На равнинах материковой части этого региона наиболее распространены дубовые леса из *Quercus mongolica* с участием многих видов *Acer*, *Tilia*, *Betula*, с богатым подлеском (*Corylus heterophylla*, *Lespedeza bicolor*) и густым травяным покровом. Для Японских о-вов характерны буковые леса из *Fagus crenata* (Potential..., 1975). Наиболее богаты и разнообразны горные леса. Так же как и у предыдущих зон, южная граница этой зоны на востоке сдвинута на юг по сравнению с ее европейским отрезком.

Рисунок зональности внутриматериковой части суббореального пояса Евразии имеет иной характер и отличается максимальным набором зон и подзон, их быстрыми сменами по широте и в связи с этим небольшой протяженностью, что объясняется резким усилением аридизации в условиях континентального и резкоконтинентального климата при одновременном возрастании запасов солнечного тепла.

Самое северное положение занимает переходная зона лесостепи (рис. 1, *7*). По количеству солнечной радиации эта зона мало отличается от широколиственной, однако коэффициент увлажнения здесь ниже единицы, что ведет к постепенному исчезновению лесной растительности. Леса небольшими островками чередуются с луговыми степями и остепненными лугами. Причем в Восточной Европе это преимущественно небольшие дубовые рощи из *Quercus robur*, в степных сообществах доминируют *Carex humilis*, *Festuca valesiaca*. В Западной Сибири древесная растительность лесостепи представлена мелколиственными осиновыми (*Populus tremula*) и березовыми (*Betula pendula*), а также сосновыми (*Pinus sylvestris*) лесами, луговые степи образованы *Festuca valesiaca*, *Stipa tirsa*, *Poa angustifolia*, многочисленными видами разнотравья. В Восточной Сибири границу лесостепной зоны можно провести лишь условно (гипотетически), так как она прерывается мощными горными поднятиями, однако фрагментарно проявляется в отдельных останцовых группах низкогорий в восточной части Тувинской и в Тоджинской котловинах (Куминова, 1985), а также в верхних частях крупных южносибирских котловин (Минусинской, Тулунской и др.). Здесь в лесостепной комплекс входят луговые степи (с *Helictotrichon desertorum*, *Carex pediformis*), травяные лиственничные (*Larix sibirica*, *L. gmelinii*) и березовые (*Betula pendula*) леса, кустарниковые заросли (виды *Cotoneaster*, *Spiraea*, *Rosa*).

На восточной окраине лесостепная зона проходит неширокой полосой, окаймляя низменность Сунляо (северо-восточный Китай) и образуя переход от предгорных широколиственных лесов Дальнего Востока к степным равнинам Центральной Маньчжурии. Постепенно восточные границы этой зоны принимают субмеридиональный характер, что связано с расположением горных хребтов, а также с действием муссона. В растительном покрове дауро-маньчжурские луговые степи (*Stipa baicalensis*, *Filifolium sibiricum*) сочетаются с зарослями кустарников (*Euonymus*, *Lespedeza*, *Crataegus* и др.) и рощами *Quercus mongolica*, *Ulmus pumila*, видами *Tilia*, *Betula*.

К югу от лесостепи во внутренней части континента расположена зона степей (рис. 1, *8*), которая формируется в условиях континентального климата с недостаточным и неустойчивым увлажнением. На западной и особенно восточной окраинах простирание зоны приближается к меридиональному, и она дугообразно окаймляет зоны полупустынь и пустынь. Степная зона подразделяется на 2 подзоны: северная подзона разнотравно-злаковых степей, в которых участвуют преимущественно крупнодерновинные злаки и мезоксерофильное разнотравье (рис. 1, *8а*), и южная подзона типичных (сухих) дерновиннозлаковых степей, образованных как крупнодерновинными, так и мелкодерновинными и корневищными злаками с очень небольшим участием ксерофильного разнотравья (рис. 1, *8б*). Значительно различаются продуктивность и проективное покрытие в сообществах этих 2 подзональных типов степей. Внутри каждой из подзон могут быть выделены полосы II порядка (Карамышева, Рачковская, 1973). Так, в разнотравно-злаковых степях вычленяется самая северная

полоса богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степей, которые по продуктивности и обилию видов разнотравья в сообществах близки луговым степям лесостепной зоны. В южной подзоне типичных степей также выделяются 2 полосы II порядка: северная, для которой еще характерно участие в сообществах ксерофильного разнотравья, и южная, где доминирующую роль играют только злаки. Региональные особенности степей проявляются достаточно ярко прежде всего в составе основных ценозообразователей — ковылей, а также и содоминирующих видов. Районирование евразиатских степей прекрасно разработано и отражено в литературе (Лавренко, 1970а,б; Лавренко и др., 1991; Карамышева, 1993; Karamysheva, Khramtsov, 1996).

С нарастанием аридности и увеличением запасов тепла по направлению к центру континента степи сменяются полупустынями (рис. 1, *9*). Мы рассматриваем растительный покров этой переходной между степями и пустынями зоны в качестве самостоятельной региональной категории, включающей в себя на Евразиатском континенте опустыненные степи и остепненные пустыни Прикаспия и Казахстана, а также своеобразные пустынные степи Центральной Азии (Юнатов, 1974). Характерной чертой растительных сообществ полупустынь является содоминирование в них как степных, так и пустынных видов растений. При этом в Казахстане доминируют преимущественно степные дерновинные злаки (*Stipa sareptana*, *S. lessingiana*) и пустынно-степные полукустарнички, главным образом полыни (*Artemisia lerchiana*, *A. sublessingiana*, *A. semiarida*, *A. gracilescens*). В Центральной Азии сообщества полупустынь образуются специфическими мелкодерновинными видами ковыльков (*Stipa gobica*, *S. glareosa*), свойственными именно этой зональной полосе, дерновинными луками (*Allium polyrhizum*, *A. mongolicum*), пустынными полукустарничками (*Anabasis brevifolia*, *Salsola passerina* и др). В пределах зоны полупустынь различаются 2 подзоны: северная с преобладанием в сообществах злаков (рис. 1, *9а*) и южная, где господствуют полукустарнички (рис. 1, *9б*). Для северотуранских полупустынь очень характерно явление комплексности растительного покрова, связанное с почвенными процессами засоления—рассоления.

Огромные пространства центральной части Евразии заняты пустынями, характеризующимися крайней степенью аридности и высокой теплообеспеченностью. Однако при некотором сходстве климатических условий на всем протяжении от северной границы пустынь до юга Аравии (более 30° по широте) происходят существенные изменения как климата, так и характера пустынной растительности (Лавренко, 1962, 1965).

К суббореальным пустыням мы относим настоящие пустыни Северного Прикаспия, Северного Турана, Джунгарии и Северной Гоби (рис. 1, *10*). По климатическим условиям они отличаются от более южных пустынь прежде всего теплообеспеченностью: сравнительно небольшими суммами температур выше 10° (в среднем 3000°), невысокими среднегодовыми температурами (4—4.5°), холодными зимами (Рачковская, 1993). В растительном покрове суббореальных пустынь господствуют полукустарнички и кустарники: виды родов *Anabasis*, *Salsola*; в туранских и джунгарских пустынях велика роль рода *Artemisia*. Значительные площади занимают псаммофитные варианты пустынь, прежде всего саксауловые (виды рода *Haloxylon*), кроме того, джузгуновые (виды рода *Calligonum*) и псаммофитнополынные. Так же как и в более северных зонах суббореального пояса, граница пустынь на восточной окраине принимает меридиональный характер, спускаясь на юг по излучине р. Хуанхэ.

К югу от суббореального мы выделяем суббореально-субтропический пояс, который характеризуется климатом, переходным от умеренно теплого к субтропическому, и особыми типами растительности также переходного характера. Как и в предыдущем поясе, структура зональности различна в приокеанических и внутренних частях континента.

На западе и востоке распространены широколиственные листопадные леса, однако в отличие от более северных (суббореальных) лесов в них принимают участие вечнозеленые виды (рис. 1, *11*). Такая структура этих лесов объясняется значительно большей теплообеспеченностью. Так, если для суббореальных широколиственных

лесов характерна сумма активных температур 2500—3000°, то здесь эта величина достигает 4000—4500° (Исаченко, Шляпников, 1989). Лето в этих регионах теплее, температура самого холодного месяца положительная. Однако термические показатели холодного периода еще препятствуют произрастанию в этих лесах вечнозеленых древесных пород первого яруса, лишь в подлеске присутствуют вечнозеленые виды родов *Ilex*, *Buxus*, *Laurocerasus*, *Arbutus*. Основные эдификаторы лесов — более теплолюбивые виды широколиственных пород, чем в суббореальных лесах. В Западной и Центральной Европе это *Quercus pyrenaica*, *Q. pubescens*, *Q. cerris* и др. Здесь такие леса образуют неширокую полосу и представлены большей частью горными вариантами.

Леса близкого характера распространены в Закавказье, где они приурочены к влажным наветренным склонам гор и примыкающим подгорным равнинам. Это эвксинские (колхидские) леса, которые занимают Колхидскую низменность, окаймляющие ее склоны Большого и Малого Кавказа, северный макросклон Понтийских гор, а также гирканские леса, распространенные на северном макросклоне гор Эльбурс, в Талышских горах и Ленкоранской низменности. От европейских эти леса отличаются богатым флористическим составом (*Castanea sativa*, *Quercus imeretina*, *Q. hartwissiana* — в Колхиде; *Quercus castaneifolia* — в Ленкорани), участием в древесном ярусе таких третичных реликтов, как *Zelkova carpinifolia*, *Parrotia persica*, в подлеске *Rhododendron ponticum*, виды родов *Ilex*, *Buxus* (Шеляг-Сосонко, 1980).

На восточной периферии материка, в пределах Восточно-Южноазиатского сектора (северо-восточный Китай, юг Кореи), также представлены широколиственные леса переходного типа. Здесь наряду с доминирующими видами листопадных дубов (*Quercus variabilis*, *Q. serrata* и др.) участвуют такие субтропические виды, как *Cinnamomum camphora*, *Liquidambar formosana*, некоторые вечнозеленые виды дубов.

Центральная часть материка, так же как и в предыдущем поясе, занята аридной растительностью. На востоке, где еще прослеживается влияние муссона, с широколиственными лесами граничат своеобразные северокитайские степи (рис. 1, *12*) (Vegetation map..., 1979). Нигде больше на континенте степи не заходят так далеко на юг (почти до 35° с.ш.). Климатически этот регион отличается от более северных суббореальных степных несколько большими суммами активных температур (до 3600°) и муссонным характером выпадения осадков. В растительном покрове этих степей наряду с центральноазиатскими ковыльками *Stipa breviflora*, *S. bungeana* широко представлены злаки тропического происхождения (*Botriochloa ischaemum*, *Themeda triandra*).

Вся центральная часть материка в этом поясе занята пустынями. Они начинаются на Куро-Араксинской низменности в Закавказье, охватывают весь южный Туран до предгорий Копетдага и Паропамиза и южную часть Центральной Азии (Кашгария, Бэйшань, Алашань) (рис. 1, *13*). Пустынные области внутренней Азии ранее подразделяли по термическому признаку, отделяя северные суббореальные пустыни от южных и называя их иногда холодно-умеренными и тепло-умеренными (Иванов, 1956). Подробно разделение туранских и центральноазиатских пустынь рассматривает Е. И. Рачковская (1993). Так, для северных (суббореальных) пустынь суммы активных температур составляют 3000—3200°, тогда как для южных — 5000—5500°, индекс сухости 5—10 в северных пустынях и до 20 и более в южных пустынях Центральной Азии.

Растительность суббореально-субтропических пустынь характеризуется особым формационным составом и структурой сообществ, а также появлением своеобразных типов пустынных сообществ, несвойственных более северным широтам. Так, в южном Туране в отличие от северотуранских пустынь большую роль играют сообщества *Salsola gemmascens*, а также различные полынники, доминанты которых (*Artemisia kemrudica*, *A. diffusa*) принадлежат к группе *Artemisia herba-alba* s. l., что роднит их с субтропическими пустынями Ирана и северной Аравии, где полынники из *Artemisia herba-alba* господствуют. В песчаных пустынях южного Турана велика роль синузии эфемероидов (*Carex physodes*, *C. pachystylis*), которая в субтропических

пустынях становится доминирующей во всех типах пустынных сообществ (Карта..., 1995).

К своеобразным типам суббореально-субтропических пустынь можно отнести малолетниковые (виды родов *Eremopyrum*, *Halocharis*) и слоевищные (водорослевые, лишайниковые) пустыни юго-западной Туркмении, а также абсолютные и крайне-аридные пустыни Центральной Азии, отличающиеся присутствием растительности только в сухих руслах, а при крайней степени аридизации климата — ее полным отсутствием (Рачковская, 1977).

Южнее рассмотренный пояс сменяется субтропическим, для которого характерен субтропический тип климата со средней температурой самого теплого месяца не ниже 23—25°, с абсолютным минимумом температуры не ниже −10°. Сумма активных температур в субтропиках составляет 5000—7000° (Климаты..., 1975). Циркуляционные процессы значительно различаются в западной и восточной частях материка, с чем связаны и характер выпадения осадков, а следовательно, и ритмика развития растительного покрова. В западной части этого пояса — средиземноморский тип увлажнения с зимними осадками (при относительно небольшой годовой сумме); в восточной — муссонный с обильными летними дождями и в целом с достаточным увлажнением.

Таким образом, на востоке континента четко выражен летний максимум осадков, при этом сухой зимний период невелик, что позволяет произрастать здесь богатым вечнозеленым лесам сложного состава (рис. 1, *15*). Наиболее характерны в них виды семейства лавровых (виды родов *Phoebe*, *Machilus*, *Cinnamomum*), чайных (род *Schima*), а также вечнозеленые дубы (*Quercus glauca*), виды родов *Castanopsis*, *Lithocarpus*. В горах к широколиственным породам примешиваются эндемичные хвойные (виды родов *Keteeleria*, *Cunningamia*, *Cryptomeria* и др.) (Hou Hsioh-Ju et al., 1965; Hou Hsioh-Ju, 1961; Vegetation map..., 1979). Постоянновлажные субтропические леса характерны для Восточно-Южноазиатского (притихоокеанского) сектора Евразии.

В западной части субтропического пояса (Западноевропейско-Средиземноморский сектор) в условиях жаркого сухого лета и теплой влажной зимы произрастают летне-сухие вечнозеленые жестколистные леса и кустарники, часто называемые средиземноморскими (Quezel, Barbero, 1985) (рис. 1, *14*). Сходные типы субтропических лесов произрастают на всех континентах в основном между 35—40° с. ш., но только на западных окраинах суши, и приурочены к подножиям и наветренным склонам гор, т. е. находятся в барьерных условиях.

Естественная растительность средиземноморских лесов Евразии представлена прежде всего дубовыми лесами и редколесьями, образованными дубами склерофильного облика (*Quercus ilex*, *Q. coccifera*), у которых узкие кожистые листья с восковым налетом и мощная корневая система. Большую роль в сухих субтропиках играют также сосновые леса из *Pinus brutia*, *P. halepensis*, а из вторичных растительных сообществ — заросли вечнозеленых кустарников (маквисы), из которых наиболее характерны *Ceratonia siliqua*, *Myrtus communis*, *Olea europaea*. В восточном Присредиземноморье на подветренных склонах Ливанских гор распространен еще один тип вторичной средиземноморской растительности — фригана (местное название «бата»), сообщества которого сформированы кустарниковыми видами подушковидной формы роста, преимущественно из сем. *Lamiaceae* (Zochary, 1973).

Центральная часть субтропического пояса бедна осадками во все времена года, так как сюда не доходят влажные воздушные массы. Лесные типы растительности уже во внутренней части Малой Азии сменяются аридными степными и редколесными (рис. 1, *16*). Аналоги этих типов есть и во внутренних районах Пиренейского п-ова. На Анатолийском плоскогорье и Армянском нагорье широко распространены степные сообщества своеобразного облика (Zochary, 1973; Akman, Ketenoglu, 1986). Они образованы типчаком (*Festuca valesiaca*) и различными видами ковылей (*Stipa tirsa*, *S. pellita*, *S. pulcherrima* и др.). Для анатолийских типов степей также характерны *Artemisia fragrans* и эфемероиды (виды родов *Bromopsis*, *Poa bulbosa*), для армяно-

курдистанских — синузия нагорных ксерофитов (виды родов *Acantholimon*, *Astragalus*).

Огромные пространства северной Аравии, Месопотамии, Иранского нагорья заняты субтропическими пустынями (рис. 1, *17*). Они довольно разнообразны по составу. Наибольшие площади занимают полынные пустыни из *Artemisia herba-alba*, часто с участием эфемеров и эфемероидов, а на Иранском нагорье с участием нагорных ксерофитов. На Аравийском п-ове встречаются кустарниковые и полукустарничковые пустыни, сходные по составу с субтропическими пустынями Африки (*Anabasis articulata*, *Zygophyllum dumosum*, *Rhantherium eppaposum*), а также образованные некоторыми эндемичными видами (*Astragalus spinosus*).

Особое место в растительном покрове субтропического пояса занимает Тибет. По своему широтному положению он относится к субтропикам. Однако гипсометрический фактор и замкнутость сильно маскируют влияние широтной зональности. Большая высота над уровнем моря создает особые условия радиационного баланса вследствие разреженной атмосферы. Это приводит к очень большой суточной амплитуде температуры воздуха и почв. Изолированность от внешних атмосферных влияний приводит к крайней аридизации территории. В этих условиях формируются своеобразные высокогорные пустыни, образованные терескеном (*Krascheninnikowia ceratoides*), аянией (*Ajania tibetica*) и полынью (*Artemisia rhodantha*). Наиболее высокие части нагорья заняты криофитными подушечниками (*Arenaria musciformis*, *Thylacospermum caespitosum*) (рис. 1, *18*).

По направлению к юго-востоку постепенно увеличивается количество осадков в связи с проникновением летнего муссона. В центральной и южной части Тибета господствуют высокогорные степи (*Stipa purpurea*, *S. subsessiliflora*), а наиболее высокие местоположения занимают криофитные кобрезники (*Kobresia pygmaea*, *K. tibetica*) (Vegetation map..., 1979) (рис. 1, *19*).

Южную часть континента (юг Аравийского п-ова, полуостровов Индостан и Индокитай) занимает пояс тропической и субэкваториальной растительности (по климатическому делению (Иванов, 1956) — зона экваториально-тропических муссонов). Зимой эта территория находится под воздействием континентального тропического воздуха (зимнего пассата), летом под воздействием влажного экваториального воздуха муссонных потоков с Индийского и Тихого океанов. Таким образом, тропическая и субэкваториальная растительность находится в условиях разных по длительности влажного и сухого периодов, которые и обусловливают в годовом цикле сезонную ритмику растений.

Зональные типологические категории тропической и субэкваториальной растительности связаны не столько с термическим фактором, сколько с режимом увлажнения, зависящим от действия тропических муссонов, поэтому зональность в этих широтах проявляется в меридиональном, а не в широтном направлении. Кроме того, большую роль в распределении тропической растительности играют горные хребты, создавая барьерно-дождевой эффект.Зональные изменения в этих широтах в значительной степени совпадают с секторными, и тем самым усиливается их контрастность.

Юго-западное побережье п-ова Индостан (Малабарский берег) и западное побережье п-ова Индокитай перехватывают влагу юго-западного индоокеанского муссона, а юго-восточное побережье п-ова Индокитай находится под действием юго-восточного тихоокеанского муссона. Здесь распространены влажные вечнозеленые леса сложного состава и структуры с преобладанием видов сем. *Dipterocarpaceae* (Федоров, 1958) (рис. 1, *20*). В отличие от экваториальных постоянно влажных лесов здесь сохраняется сезонная контрастность, присущая субэкваториальному муссонному климату, хотя во время влажного периода за счет обильных осадков почва настолько насыщается влагой, что ее хватает на часть сухого периода. Это отражается на составе лесов: в сообществах присутствует небольшое количество листопадных видов, преимущественно в нижних ярусах.

Более характерны для тропических широт переменновлажные листопадно-вечнозеленые леса (рис. 1, *21*), которые встречаются на западном побережье п-ова

Индостан, в Ассаме, южном Китае, северном Вьетнаме. Обычно это полидоминантные леса, для которых характерны виды таких родов, как *Amoora*, *Mesua*, *Antiaris*, *Mangifera*, *Cedrela* и др. В условиях более продолжительного сухого периода формируются листопадные леса с господством сала (*Shorea robusta*), широко распространенные у подножий Гималаев, во внутренних районах восточного Индостана, и тика (*Tectona grandis*) (Legris, 1963; Champion, Seth, 1968) (рис. 1, *21*).

Во внутренних областях полуостровов Индостан и Индокитай, где количество осадков сокращается до 800—1200 мм, а число сухих месяцев в году возрастает до 6—8, растительный покров представлен редколесьями (виды родов *Albizia*, *Hardwickia*, листопадные виды рода *Dipterocarpus*), а также типичными саваннами, широко распространенными в Индостане (рис. 1, *22*). Древесный ярус саванн образуют *Acacia arabica*, *A. catechu*, виды родов *Dalbergia*, *Anogeissus*; в травяном покрове — виды родов *Aristida*, *Heteropogon*, *Chrysopogon* и др. (Legris, 1963).

При уменьшении количества осадков до 600 мм типичные саванны сменяются опустыненными. Они непосредственно примыкают к пустыням в западной части Аравийского п-ова и на северо-западе Индостана, где окаймляют пустыню Тар. Для растительного покрова опустыненных саванн характерны колючие кустарниковые акации, прозопис (*Acacia tortilis*, *A. flava*, *Prosopis spicigera*), некоторые пустынные кустарники (виды родов *Maerua*, *Salvadora*) и жесткие травы в покрове.

Наиболее ксерофитный тип растительности тропиков — пустыни. Они занимают всю южную половину Аравийского п-ова (кроме гор), северное побережье Персидского залива и доходят до северо-западных границ п-ова Индостан (рис. 1, *23*). В тропических пустынях в течение всего года господствует континентальный тропический воздух. Теплообеспеченность этих пустынь значительно выше, чем субтропических: сумма активных температур составляет 8000—10 000°. Осадков выпадает меньше, они крайне неравномерны, бывают годы практически без дождей. Для аравийских пустынь годовая сумма осадков в среднем составляет 50—100 мм, для южноиранских — 50—200 мм (Иванов, 1956).

Тропические пустыни существенно отличаются от своих внетропических аналогов иным флористическим составом и особыми жизненными формами доминирующих растений. Для них характерны суккулентные виды рода *Euphorbia* и тропические кустарники (виды родов *Prosopis*, *Aerva*, *Leptadenia*). Среди аравийских пустынь, кроме настоящих, выделяются крайнеаридные пустыни с растительностью, сосредоточенной лишь в сухих руслах — вади, а также абсолютные пустыни, практически лишенные растительности из-за отсутствия осадков в течение ряда лет.

Самый юг Евразии — острова Суматра, Калимантан, Сулавеси, западная часть Явы, южные Филиппины, п-ов Малакка, расположенные в экваториальном поясе, который характеризуется постоянным обильным увлажнением (не менее 2000 мм в год), отсутствием засушливого периода, годовой амплитудой температуры не более 3°. Благоприятное сочетание обилия тепла и влаги способствует произрастанию здесь вечнозеленых дождевых лесов (рис. 1, *24*). Они отличаются очень богатым флористическим составом, многоярусной структурой (до 5 ярусов) (Ричардс, 1961; Whitmore, 1975), высоким эндемизмом. В сообществах экваториальных лесов обильны пальмы, лианы, древовидные папоротники, эпифиты. Среди деревьев первого яруса преобладают виды семейства диптерокарповых (виды родов *Anisoptera*, *Dipterocarpus*, *Parashorea* и др.). Во втором ярусе обильны представители семейств *Burseraceae*, *Sapotaceae*. В устьях рек и в зонах приливов экваториальных и субэкваториальных широт распространены мангровые заросли из *Phisophora mucronata*, *Avicennia marina* и др.

Такова система широтной дифференциации растительного покрова Евразии. На этом огромном континенте представлены 7 биоклиматических поясов, 24 широтные зоны, в северной части материка (благодаря преобладанию равнинного рельефа и лучшей изученности) внутри зон выделено 12 подзон.

Теперь кратко рассмотрим особенности долготных закономерностей распределения растительности. Как указывалось выше, нами намечены 5 крупных секторов,

Зональная структура долготных секторов Евразии

Биоклиматические пояса	Секторы				
	Западноевропейско-Средиземноморский (Приатлантический)	Центрально-восточноевропейско-Малоазиатский (умеренноконтинентальный)	Западносибирско-Переднеазиатский (континентальный)	Восточносибирско-Центральноазиатский (резкоконтинентальный)	Восточно-Южноазиатский (Притихоокеанский)
	зоны				
Арктический и субарктический	—	Полярные пустыни Тундры	Полярные пустыни Тундры	Тундры	—
Бореальный	Тайга и высокотравные редколесья Подтайга	Лесотундра Тайга Подтайга	Лесотундра Тайга Подтайга	Лесотундра Тайга	Лесотундра Тайга и высокотравные разреженные леса Подтайга
Суббореальный	Широколиственные леса	Широколиственные леса Лесостепь Степи	Лесостепь Степи Полупустыни Пустыни	Лесостепь Степи Полупустыни Пустыни	Широколиственные леса
Суббореально-субтропический	Широколиственные леса с вечнозелеными элементами	Широколиственные леса с вечнозелеными элементами	Пустыни	Степи Пустыни	Широколиственные леса с вечнозелеными элементами
Субтропический	Вечнозеленые жестколистные леса	Степи	Пустыни	Высокогорные степи и пустыни (Тибет)	Вечнозеленые жестколистные леса
Тропический и субэкваториальный	—	—	Саванны Пустыни	—	Вечнозеленые муссонные леса Полувечнозеленые леса Редколесья и саванны
Экваториальный	—	—	—	—	Вечнозеленые дождевые леса

сменяющих друг друга от западного побережья материка до восточного. Зональная структура секторов представлена в таблице. К сожалению, нет возможности в этой статье остановиться на формационном составе господствующих сообществ каждого пояса и особенностях их происхождения.

Как видно из рис. 2, границы секторов не имеют строго меридионального характера. Секторные различия проявляются неодинаково на разных широтах, поскольку они связаны с континентально-океаническим переносом тепла и влаги. В умеренных широтах (бореальный, суббореальный пояса) континентальный и резко-континентальный секторы сдвинуты на восток, что можно объяснить влиянием западного переноса. В тропических широтах пассатная циркуляция, а также океанический муссон смещают границы этих секторов на запад. С влиянием океанического

муссона связана и граница Восточно-Южноазиатского сектора, которая, охватывая южную тропическую часть материка, принимает широтный характер и отсекает резкоконтинентальный Восточносибирско-Центральноазиатский сектор во внутренней части материка (по границе Тибета).

Секторные границы, помимо климатических факторов, находятся в большой зависимости и от орографии материка. Рельеф сильно трансформирует распределение влаги, часто создавая барьерный эффект, и этим в значительной степени изменяет характер границ как секторных, так и зональных.

Следует сказать, что секторные изменения, как и зональные, происходят постепенно, поэтому при детальной долготной дифференциации необходимо выделять переходные секторы, а внутри них более мелкие единицы в пределах зон и подзон, которые будут соответствовать единицам ботанико-географического районирования (провинциям, подпровинциям).

Как было отмечено, рельеф сильно усложняет зонально-секторную систему распределения растительности. На Евразиатском континенте огромные площади заняты горными системами. В горах закономерности распределения растительности проявляются через многообразные системы высотных поясов. Проявлениям высотной поясности и характеристике горной растительности этого континента будет посвящена следующая публикация автора.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 1. С. 3—21.

Будыко М. И. О закономерностях поверхностного физико-географического процесса // Метеорология и гидрология. 1948. № 4. С. 17—29.

Будыко М. И. Климатические условия увлажнения на материках // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1955. № 2. С. 5—15; № 4. С. 3—15.

Григорьев А. А. Закономерности строения и развития географической среды. М., 1966. 382 с.

Иванов Н. Н. Климатические области Евразии // Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена. 1956. Т. 116. С. 103—158.

Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965. 327 с.

Исаченко А. Г. Системы и ритмы зональности // Изв. ВГО. 1971. Т. 103. № 1. С. 10—26.

Исаченко А. Г., Шляпников А. А. Природа мира: Ландшафты. М., 1989. 505 с.

Калесник С. В. Общие географические закономерности Земли. М., 1970. 283 с.

Карамышева З. В. Ботаническая география степей Евразии // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.; М., 1993. С. 6—29.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., 1973. 278 с.

Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). М. 1 : 2 500 000. М., 1995. 3 л.

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1 : 3 000 000 // Национальный атлас МНР. М., 1990. 4 л.

Карта растительности СССР (для вузов). М. 1 : 4 000 000. М., 1990. 4 л.

Климаты зарубежной Азии. Л., 1975. 448 с.

Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I Всесоюз. съезда русских ботаников. Пг., 1921. С. 27—28.

Куминова А. В. Основные черты и закономерности растительного покрова // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. С. 16—48.

Лавренко Е. М. Обзорные карты растительности СССР // Изв. ВГО. 1940. Т. 72. № 3. С. 328—341.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. Т. 1. М.—Л., 1950. С. 530—548.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.—Л., 1962. 169 с. (Комаровские чтения, Вып. 15).

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 3—15.

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии // Бот. журн. 1970а. Т. 55. № 5. С. 609—625.

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии // Бот. журн. 1970б. Т. 55. № 12. С. 1734—1747.

Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976. Т. 108. № 6. С. 469—483.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.

Лукашева Е. Н. Основные закономерности природной зональности и ее проявления на суше Земли // Вестн. МГУ. 1966. Сер. 5. География. № 6. С. 11—25.

Лукичева А. Н. Карта растительности Азии (под ред. В. Б. Сочавы). М. 1 : 25 000 000 // Физико-географический атлас мира. М., 1964. С. 110—111.

Макеев П. С. О системе природных зон // Изв. ВГО. 1954. Т. 86. № 5. С. 403—411.

Мильков Ф. Н. Географические пояса и периодическая система географических зон // Землеведение. 1969. Т. 8. С. 16—23.

Растительность европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л., 1980. 429 с.

Рачковская Е. И. Крайнеаридные типы пустынь в Центральной Азии // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 99—109.

Рачковская Е. И. Растительность Гобийских пустынь Монголии. СПб., 1993. 134 с.

Ричардс П. Тропический дождевой лес. М., 1961. 448 с.

Сочава В. Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск, 1980. 255 с.

Федоров Ан. А. Влажнотропические леса Китая // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1385—1408.

Фридланд В. М. К вопросу о факторах зональности // Изв. АН СССР. 1959. Сер. геогр. № 5. С. 29—37.

Хамет-Ахти Л. Биотические подразделения бореальной зоны // Геоботаническое картографирование 1976. Л., 1976. С. 51—58.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. Широколиственные леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 143—195.

Юнатов А. А. Пустынные степи северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л., 1974. 132 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Яунпутнинь А. И. К вопросу о географическом районировании // Изв. ВГО. 1946. Т. 78. № 1. С. 91—108.

Ahti T., Hamet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1968. Vol. 5. N 3. P. 16—28.

Akman J., Ketenoglu O. The climate and vegetation of Turkey // Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 1986. Sect. B. N 89. P. 123—134.

Champion H. G., Seth S. K. A revised survey of the forest types of India. Dehli, 1968. 404 p.

Gribova S. A. Vegetation map of Europe. 1 : 10 000 000 scale // Electron atlas «Our Earth». Redlands; USA, 1995.

Herbertson A. J. The major natural regions // Geogr. Journ. 1905. Vol. 25. N 3. P. 28—39.

Hou Hsioh-Ju, Chen Chang-Tu, Wang Hsien-Pu. The vegetation of China with special reference to the main soil types. Peking, 1956. 26 p.

Hou Hsioh-Ju. The concept and fundamental principles of vegetation regions // Acta Bot. Sinica. 1961. Vol. 9. P. 273—286.

Karamysheva Z. V., Khramtsov V. N. The steppes of Mongolia. Camerino, 1996. 78 p. (Braun-Blanquetia. Vol. 17).

Legris P. La végétation de l'Inde. Toulouse, 1963. 589 p.

Potential natural vegetation map of Japan. 1 : 4 000 000 scale. Tokyo, 1975.

Quezel P., Barbero M. Carte de la végétation potentielle de la region Mediterraneenne. E. 1 : 2 500 000. Paris, 1985.

Tubinger Atlas des Vorderen Orients. Wiesbaden, 1977—1989.

Vegetation map of China. 1 : 4 000 000 scale. Peking, 1979. 4 sh.

Vegetation of China with reference to its geographical distribution // Ann. Mo. Bot. Gard. 1983. Vol. 70. P. 509—548.

Volkova E. A. Vegetation map of Asia. 1 : 25 000 000 scale // Electron atlas «Our Earth». Redlands; USA, 1995.

Whitmore T. C. Tropical rain forest of the Far East. Oxford, 1975. 281 p.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Sci. Uppsala, 1994. Vol. 5. P. 765—776.

Zochary M. Geobotanical foundations of the Middle East. Stuttgart; Amsterdam, 1973. Vol. 1, 2. 739 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 I 1997

SUMMARY

The analysis of the planetary pattern of vegetation distribution on the Eurasian continent is presented. Brief characteristics of vegetation cover of this continent is listed on the base of the system of latitudinal and longitudinal botanical-geographic units. Detailed scheme of zonal subdivision and sectoral differentiation of vegetation cover of Eurasia was carried out using the newest textual and cartographic sources in different regions of the continent. New vegetation maps made by S. A. Gribova (Europe) and E. A. Volkova (Asia) have generalized these data. The largest latitudinal subdivisions of vegetation cover are bioclimatic belts which include systems of zones depending on types of climate. There are 7 such belts on the Eurasian continent: 1) arctic and subarctic, 2) boreal, 3) subboreal, 4) subboreal-subtropical, 5) subtropical, 6) tropical and subequatorial, 7) equatorial. 24 zonal and 12 subzonal categories (in northern part of the continent) are recognized within these bioclimatic belts. The analysis of longitudinal patterns of vegetation distribution results in the scheme of sectoral differentiation. Five large sectors from the west to the east sea coast of the continent are presented: 1) West European—Mediterranean (Atlantic), 2) Central-East European—Minor Asian, 3) West Siberian—Near Eastern, 4) East Siberian—Central Asian, 5) East-South Asian (Pacific). The main criteria of sectoral subdivisions are structure of zonality (number of zones, their distribution), the character of vegetation of longitudinal variants of zones (the composition of formations of placor and non-placor plant communities, originality of altitudinal zonality in the mountains).

УДК 633.2/.3.03 : 631.559

© К. А. Куркин, П. И. Комахин

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ.
ОЦЕНКА УКОСНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛУГОВ ОКСКОЙ ПОЙМЫ

K. A. KURKIN, P. I. KOMAKHIN. AN ATTEMPT OF THE ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF FLOOD MEADOW VEGETATION. ESTIMATION OF HAY CUTTING CAPASITY OF THE OKA RIVER FLOODPLAIN MEADOWS

Исходя из того, что различия в укосной продуктивности пойменных лугов предопределяются их экологическими типами, на эталонных участках, характеризующих основные экологические типы лугов Окской поймы, в течение ряда лет учитывали показатели продуктивности (урожайность сена, сбор кормовых единиц и протеина) первых укосов. Показатели продуктивности отав (вторых укосов), зависящие не только от природных факторов, но и от сроков первого укоса, определяли расчетным методом. Для основных экологических категорий пойменных лугов на основе данных многолетних опытов определены среднемноголетние коэффициенты укосной отавности и требуемые для сена отав надбавки к показателям питательности первого укоса. Составлена таблица, включающая в себя параметры сезонной укосной продуктивности основных экологических типов лугов Окской поймы.

При геоботаническом обследовании пойменных лугов важное значение имеет объективная оценка укосной продуктивности выделяемых типов, поскольку она служит основой для их бонитировки и прогнозов ожидаемых сборов кормов.

Развернутое изложение методики определения укосной продуктивности природных кормовых угодий при их геоботаническом обследовании содержит «Общесоюзная инструкция...» (1984). В ней предлагается по каждому выделяемому при обследовании типу в характерных местах брать укосы, срезая травостой на высоте 5—7 см с отбором пробных снопов на усушку и химический анализ корма. Поскольку обследование лугов проводится в течение всего периода вегетации, взятые укосы оказываются в самых различных фенологических фазах и для сравнения требуют приведения к «общему знаменателю», т. е. к фазе сенокосной спелости (начало цветения преобладающих видов трав), посредством умножения на соответствующие поправочные коэффициенты. Ритм формирования травостоя каждого типа лугов специфичен, поэтому по каждому типу луга для каждой фазы формирования травостоя эти коэффициенты будут различными, следовательно, пользоваться какими-то общими для всех типов лугов поправочными коэффициентами нельзя.

Часть луговой площади обследуется в послеукосный период. В этих случаях рекомендуется для каждого типа находить нескошенные участки, а при их отсутствии брать пробы с прокосов или получать данные обмером стогов, скирд. Ясно, что в этих случаях о типологической дифференцировке получаемых данных говорить уже не приходится.

Элемент случайности в укосные данные по каждому типу луга вносят также различия в режимах использования и ухода. Так, например, весенняя подкормка луга азотом резко изменяет величину укосной продуктивности, зачастую перекрывая влияние на нее особенностей типа луга. Столь же существенно влияют на продуктивность весенний выпас («до заказа»), режим использования луга в предшествующие годы и т. п.

Приведение к фазе сенокосной спелости всех собранных при обследовании укосных данных, согласно вышеупомянутой инструкции, составляет лишь первый этап их обработки, дающий представление о продуктивности типов применительно к условиям года обследования. Задача второго этапа обработки укосных данных — установить среднемноголетние уровни продуктивности выделяемых типов. С этой целью в инструкции предлагается по данным научных учреждений установить зависимость укосной продуктивности лугов от количества атмосферных осадков или от величины гидротермического коэффициента (ГТК) и на этой основе вывести коэффициенты перехода от укосной урожайности в годы с различным количеством осадков (или величиной ГТК) к среднемноголетней укосной урожайности. Предлагаемая методика исходит из 2 допущений: 1) имеется однофакторная функциональная зависимость укосной урожайности от количества осадков (или ГТК); 2) эта зависимость для всех типов кормовых угодий однозначна и может быть выражена универсальным коэффициентом. Однако оба этих допущения не соответствуют действительности. Жесткая функциональная зависимость продуктивности кормовых угодий от количества осадков имеет место лишь в пустынной и сухостепной зонах, но уже в лесостепной зоне она проявляется лишь в засушливые годы (Куркин, 1976 и др.). В условиях Окской поймы существенное значение в определении урожайности имеет режим увлажнения не только во время формирования травостоя, но и в период летне-осеннего кущения трав предшествующего года. Так, например, в 1962 г. урожаи трав были низкими, несмотря на обилие осадков, поскольку предшествующий 1961 г. был засушливым, и условия для летне-осеннего кущения крайне неблагоприятными. И наоборот, в 1991 г., несмотря на его засушливость, урожаи трав были высокими благодаря обилию осадков в период летне-осеннего кущения трав в предшествующем 1990 г.

Температурный фактор для урожаев луговых трав не является лимитирующим. С гидротермическим коэффициентом в пойме коррелирует водопотребление и коэффициент транспирации луговых травостоев, но не их урожайность (Куркин, Медведева, 1979).

Кроме метеофакторов на укосную продуктивность пойменных лугов существенное влияние оказывают такие факторы, как поемность и аллювиальность. При этом поемность и количество осадков в своем влиянии на урожайность взаимодействуют и могут компенсировать друг друга. Так, наиболее высокие урожаи трав в Окской пойме отмечались в 1963 г., который характеризовался высоким, паводком и предшествовавшим обилием осадков в 1962 г. В 1965 г. паводок вообще отсутствовал, но урожаи трав были также высокими, что определялось обилием осадков как в период летне-осеннего кущения предшествующего 1964 г., так и в самом 1965 г. И наоборот, в 1970 г. урожаи трав также были высокими, несмотря на засушливые условия, которые компенсировались аномально высоким и продолжительным паводком, обеспечившим максимальную влагозарядку почв.

Определенное влияние на продуктивность пойменных лугов оказывают и некоторые другие специфичные для поймы факторы (заносы лугов песком, образование притертой ледяной корки, летние паводки и др.).

Обилие факторов, определяющих продуктивность пойменных лугов, крайне затрудняет переход от укосных данных в год обследования к среднемноголетним значениям. Такой пересчет многократно осложняется тем, что связь продуктивности с разногодичными изменениями экологических условий на лугах различных типов различна и даже зачастую неоднозначна. Так, например, на заболоченных долгопоемных канареечниково-крупноосоковых лугах переувлажнение в годы обилия осадков вызывает изреживание канареечника, что снижает продуктивность (Львов и др., 1986; Шепелева, 1986). В противоположность этому на краткопоемных сухих лугах с доминированием бобовых обилие осадков стимулирует их интенсивное разрастание, что резко повышает продуктивность.

Из-за дефицита осадков урожайность лугов экологически различных типов снижается в различной степени: резко — у псаммофитно-пустошных и псаммофитно-

остепненных, умеренно — у лугов с тяжелосуглинистыми почвами, слабо — у притеррасных и приматериковых лугов с грунтовым увлажнением.

Влияние поемности на продуктивность лугов различных экологических типов также неоднозначно. Так, в годы невысоких, но длительных паводков краткопоемные луга вообще не заливаются, а среднепоемные получают оптимальную паводковую влагозарядку. Именно такая ситуация имела место в 1986 г. на лугах поймы р. Хопер. При этом на краткопоемных незаливавшихся гривах травостои «выгорали», а на заливавшихся межгривных понижениях урожаи трав были высокими.

Столь же неоднозначно влияние на продуктивность пойменных лугов различных типов фактора аллювиальности. Так, в пойме р. Хопер на особо краткопоемных лугах с типчаком (*Festuca valesiaca* Gaudin) в год аномально высокого паводка (1981 г.) отложение даже тонкого слоя наилка вызвало гибель типчака и соответственно резкое снижение продуктивности (Титов, Нескрябина, 1982; Титов, Печенюк, 1990). В отличие от этого отложение наилков мощностью до 5—6 см на аллювиафильных лугах с кострецом (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) и канареечником (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert) является фактором, повышающим их продуктивность.

Таким образом, предложенная в «Общесоюзной инструкции...» (1984) методика (при геоботаническом обследовании лугов брать укосы чуть ли не в каждом выделяемом контуре с последующим приведением полученных данных к фазе укосной спелости и дальнейшим пересчетом с помощью поправочных коэффициентов к среднемноголетним значениям) не только крайне трудоемка, но и принципиально несостоятельна: она не может дать правильного представления о различиях продуктивности лугов различных экологических классов и типов, ибо использование любых обобщенных поправочных коэффициентов будет искажать реальные типологические различия продуктивности. Между тем каждый объективно выделенный экологический тип природных лугов характеризуется определенными условиями произрастания и адаптированным к этим условиям ботаническим составом фитоценоза, а следовательно, и определенными параметрами продуктивности. Поэтому, если для каждого экологического типа луга определить свойственные ему параметры продуктивности, а при геоботаническом обследовании лугов правильно оценивать экологические типы выделяемых луговых контуров, то потребность во взятии укосов просто отпадает. В предыдущем сообщении (Куркин, 1995) нами опубликованы ключи-определители экологических типов пойменных лугов. Настоящее сообщение посвящено определению параметров продуктивности основных экологических типов этих лугов.

Оценка показателей продуктивности первого укоса

Показатели определялись по данным учетов на эталонных участках. Эталонные участки — это участки, характерные для данного природного района, с естественной растительностью, мало затронутой хозяйственной деятельностью человека (Горчаковский, 1984). Сеть таких участков должна отразить все разнообразие зональных и региональных типов фитоценозов. Исходя из этого, в пределах поймы средней Оки (от г. Коломны до г. Касимова) были отобраны участки, репрезентативно характеризующие все основные экологические типы нашей классификации растительности лугов Окской поймы (Куркин, Ярошенко, 1992), а в некоторых случаях и фитоценозы, переходные между «экологически смежными» типами. Для экологических типов укосопригодных лугов в качестве эталонов выбирали участки неудобряемые и скашиваемые в относительно поздние сроки, а для экологических типов низкотравных лугов, пригодных лишь для выпаса, — участки, вообще не используемые. Требуемые участки были найдены на границе между районами и хозяйствами Московской и Рязанской областей, а также на территории заказника вблизи Окского заповедника (Рязанская обл.).

Четырехлетний период мониторинга эталонных участков (1991—1994 гг.) охватил основное разнообразие климатически обусловленных флюктуаций условий произрастания и соответственно амплитуду колебаний продуктивности пойменных лугов по

годам: 1991 г. был маловодным и засушливым, но ему предшествовало необычайное обилие осадков в летне-осенний период 1990 г.; 1992 г. был 2-м подряд маловодным (паводком заливались только долгопоемные луга) и засушливым; 1993 г. также был маловодным и острозасушливым в 1-ю половину лета, но с обилием осадков во 2-й его половине; 1994 г. характеризовался высоким паводком (заливалась практически вся пойма, включая луга особо краткопоемного типа) и аномальным обилием осадков.

Описания и учеты на эталонных участках ежегодно приурочивали к периодам сенокосной спелости травостоев (начало цветения доминирующих видов трав) и проводили в сжатые сроки, что обеспечивало высокую сопоставимость получаемых данных. Для получения укосов травостой срезали на площадках 1 × 1 м на высоте 5—6 см в 3-кратной повторности. Зеленую массу, срезанную с каждого метрового квадрата, в марлевых мешках доводили до воздушно-сухого состояния (сена), взвешивали, а затем из общей массы отбирали средние пробы на химический анализ.

Урожайность

Урожайность всех экологических типов пойменных лугов снижалась от 1-го засушливого и маловодного года ко 2-му и особенно резко упала в 3-м подряд (1993 г.) маловодном и засушливом году (табл. 1) Реакция фитоценозов на последующее обилие осадков и высокий паводок во всех экологических типах лугов также была однозначной — повышение урожайности (табл. 1). Однако и исходная (в 1991 г.) урожайность, и степень ее снижения по годам засухи, а также степень последующего повышения урожайности под воздействием обилия осадков и паводкового затопления имели существенные типологические особенности.

Класс псаммофитно-пустошных лугов, приуроченный к легким оподзоленным почвам краткопоемного притеррасья, характеризовался низкой исходной урожайностью (8—20 ц/га сена), ее крайне резким снижением на 3-й год засухи (до 0.5—1.8 ц/га) и относительно слабым повышением (до 2.5—10 ц/га) при возврате обилия осадков. Особенно резкое (25-кратное) снижение урожайности на 3-й год засухи (с 19 до 0.7 ц/га) имело место на белоусовом лугу, приуроченном к чисто песчаным почвам. На душистоколосково-разнотравном лугу, приуроченном к супесчано-легкосуглинистым почвам, снижение урожайности было выражено менее резко (с 20 до 5.6 ц/га, т. е. менее чем в 4 раза).

Класс болотистых обедненных (и небогатых) краткопоемных лугов благодаря грунтовому увлажнению характеризуется относительно слабым снижением урожайности по годам засухи. Однако исходный уровень урожайности и степень ее снижения в годы засухи у экологических типов лугов этого класса были весьма различными в зависимости от механического (гранулометрического) состава почв и интенсивности грунтового увлажнения. Так, исходная урожайность белоусово-щучкового и душистоколосково-щучкового фитоценозов, приуроченных к легким почвам, составляла 20—25 ц/га, а щучково-злакового с гравилатом речным и щучково-гравилатово-разнотравного фитоценозов, приуроченных к тяжелосуглинистым почвам, — 45—55 ц/га, т. е. в 2 раза выше. Различия в степени снижения урожайности на третий год засухи определялись не столько различиями механического состава почв, сколько интенсивностью грунтового подпитывания: при слабом грунтовом подпитывании (щучково-белоусовый луг) урожайность снизилась в 4 раза, при умеренном подпитывании (душистоколосково-щучковый и щучково-злаковый с гравилатом) — в 2 раза, а при интенсивном подпитывании (щучково-гравилатово-разнотравный) — лишь в 1.4 раза. Для лугов данного класса весьма характерно незначительное повышение урожайности в ответ на обилие осадков (всего на 3 ц/га). Видимо, для фитоценозов этих лугов создавшиеся условия увлажнения оказались чрезмерными.

В классе краткопоемно-остепненных лугов отмечается резкая дифференциация исходного уровня урожайности и ее последующей динамики в зависимости от мощности верхнего суглинистого слоя, прикрывающего песчаный русловой аллювий.

ТАБЛИЦА 1

Урожайность первого укоса на эталонных участках в основных экологических типах лугов Окской поймы в 1991—1994 гг.

Экологический тип	Фитоценоз	Урожайность ц/га сена			
		1991	1992	1993	1994
	Класс псаммофитно-пустошных лугов				
1	Разнотравно-мохово-лишайниковый	8	2	1.8	5
2	Волосистоястребинковый	8	2	0.5	2.4
3	Белоусовый	19	16	0.7	7
3а	Душистоколосково-разнотравный	20	—	5.6	10
	Класс болотистых обедненных (и небогатых) краткопоемных лугов				
4	Белоусово-щучковый	23	—	5.7	—
4а	Душистоколосково-щучковый	21	—	11.5	14.5
5	Щучково-злаковый с гравилатом	54	—	28	31
5—6	Щучково-гравилатово-разнотравный	45	33.5	32.5	—
	Класс краткопоемно-остепненных лугов				
7	Серебристолапчатково-типчаковый	17	10	3	20
7—9	Вздутоастрагалово-типчаково-разнотравный	17	16	4.5	29
9	Зеленоземлянично-мелкоразнотравный	28	24	12	18
10	Горноклеверно-таволожковый	26	—	11	18
11	Злаково-свербигово-маловасилистниковый	57.5	44	22	34
12	Злаково-луговогераниевый	57	57	33	41
	Класс аллювиафильных лугов				
14	Кострецовый с ежой сборной	50	—	33	—
16	Кострецовый с канареечником	60	—	30	40
18(22)	Остроосоково-канареечниковый	—	46.5	—	—
	Класс настоящих (среднепоемных) лугов				
19	Разнотравно-злаковый	54	44	26	43.5
19—20	Лисохвостно-тимофеевковый	45	—	14	—
	Класс болотных особо долгопоемных лугов				
24—25	Манниково-крупноосоковый	—	61	—	—
25	Манниковый	—	36	—	—

Исходная урожайность серебристолапчатково-типчакового луга (мощность суглинистого слоя 2—5 см) составляла 17 ц/га, на 3-й год засухи снизилась более чем в 6 раз, причем ко времени укоса травостой уже выгорел, поскольку доминирующий типчак находился в состоянии летнего покоя. Однако на следующий год в условиях обилия осадков типчак был мощно развит и имел необычайно много генеративных побегов. За счет этого урожайность травостоя резко возросла и превысила исходный уровень.

Исходная урожайность вздутоастрагалово-типчаково-разнотравного луга (мощность суглинистого слоя 5—10 см) также составляла 17 ц/га, на 3-й год засухи она снизилась менее чем в 4 раза, а на следующий год обильного увлажнения резко поднялась, превысив исходный уровень на 12 ц/га. Это было связано с интенсивным разрастанием не только типчака, но и обильных в данном фитоценозе бобовых (*Astragalus cicer* L., *Trifolium alpestre* L., *Medicago falcata* L.).

Исходная урожайность зеленоземлянично-мелкоразнотравного и горноклеверно-таволожкового лугов (мощность суглинистого слоя 20—25 см) была почти одинакова

(26—28 ц/га), одинаково снизилась на 3-й год засухи до 11—12 ц/га (т. е. несколько больше, чем в 2 раза) и незначительно повысилась на следующий год обильного увлажнения до 18 ц/га, что на 8—10 ц/га ниже исходного уровня.

Очень высокая исходная урожайность (57 ц/га) злаково-свербигово-маловасилистникового и злаково-луговогераниевого лугов (мощность суглинистого слоя более 50 см) снизилась на 3-й год засухи примерно в 2 раза и относительно слабо повысилась в год обильного увлажнения.

О динамике урожайности класса аллювиафильных лугов можно судить по 2 типам: умеренно краткопоемному кострецовому с ежой сборной и удлиненно среднепоемному кострецовому с канареечником. Исходная урожайность краткопоемного кострецового луга (50 ц/га) снизилась на 3-й год засухи до 33 ц/га, т. е. лишь в 1.5 раза, что объясняется глубоким укоренением костреца и связанной с этим его устойчивостью к засухе. Исходная урожайность удлиненно среднепоемного кострецового луга (60 ц/га) снизилась на 3-й год засухи в 2 раза (30 ц/га). Однако это снижение урожайности, видимо, было связано не столько с засухой, сколько с неблагоприятными условиями зимовки — образованием после оттепели притертой ледяной корки. В последующий год аномально обильного увлажнения урожайность здесь возросла лишь до 40 ц/га, что на 20 ц/га ниже исходной. Это, видимо, определялось отрицательной реакцией костреца на условия чрезмерно обильного увлажнения.

О динамике урожайности класса настоящих (слабо аллювиальных среднепоемных) лугов также можно судить по 2 объектам. У разнотравно-злакового (собственно среднепоемного) луга на 3-й год засухи урожайность снизилась в 2 раза, а у лисохвостно-тимофеевкового (удлиненно среднепоемного) — в 3 раза (табл. 1).

Данные по урожайности класса болотных особо долгопоемных лугов имеются только по 2-му засушливому (1992) году. При этом у манниково-крупноосокового (приозерно-старичного) луга, благодаря устойчивости озерно-старичного увлажнения, была высокая урожайность (61 ц/га), тогда как у манникового луга, вследствие явного изреживания *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., всего 36 ц/га (табл. 1).

Показатели питательности

В пробах сена с каждого эталонного участка определяли содержание протеина, золы, клетчатки, сахаров, жиров, калия, кальция, фосфора. На основе этих данных по методике ВНИИ кормов (Методические..., 1985) рассчитывали содержание энергетических кормовых единиц в 1 кг сена (табл. 2).

Класс псаммофитно-пустошных лугов в целом характеризуется исходно низкими показателями питательности сена, их последующим повышением по годам засухи и далее в год обилия осадков. Это особенно резко проявилось в типе 1, приуроченном к редко заливаемой вершине песчаного останца. Содержание протеина в сене с этого луга возросло почти в 2.5 раза (с 6.3 до 15 %). Поскольку в указанном экотопе геохимически преобладает промывной режим, его прекращение в годы засухи, видимо, привело к аккумуляции продуктов минерализации растительного опада (и прежде всего минерального азота) в корнеобитаемом слое почвы, что обеспечило резкое повышение содержания протеина в растительной массе. Дальнейшее повышение содержания протеина с переходом к условиям обильного увлажнения, видимо, связано с еще большим обогащением корнеобитаемого слоя элементами питания за счет разложения мохово-лишайникового покрова, отмершего в годы засухи. Наиболее низкое исходное содержание протеина (а также кормовых единиц) и наиболее слабое его повышение в годы засухи (и даже снижение кормовых единиц) имели место в типе 3. Это, видимо, связано с тем, что преобладающий здесь вид *Nardus stricta* L. — олиготроф с генетически обусловленным низким содержанием протеина, причем его отмирающие побеги в годы засухи не разлагались, а оставались в травостое.

В классе болотистых обедненных (краткопоемных) лугов четко выражены различия питательности корма в зависимости от механического (гранулометрического) состава почв: типы 4 и 4а, приуроченные к легким почвам, характеризуются

ТАБЛИЦА 2

Показатели питательности сена первого укоса основных экологических типов лугов Окской поймы в 1991—1994 гг. (на эталонных участках)

Экологический тип	Содержание в сене							
	протеина, %				кормовых единиц (в 1 кг)			
	1991	1992	1993	1994	1991	1992	1993	1994
Класс псаммофитно-пустошных лугов								
1	6.3	10.3	12.3	15.1	0.47	0.54	0.62	0.59
2	7.2	7.6	9.8	12.0	0.56	0.51	0.58	0.66
3	5.1	6.3	6.3	9.5	0.44	0.35	0.36	0.51
3а	8.7	—	10.0	10.8	0.55	—	0.59	0.68
Класс болотистых обедненных (краткопоемных) лугов								
4	10.3	—	8.0	—	0.59	—	0.49	—
4а	9.0	—	9.8	9.9	0.54	—	0.58	0.66
5	14.1	—	10.3	12.6	0.70	—	0.60	0.70
5—6	16.5	—	12.1	14.0	0.75	—	0.65	0.72
Класс краткопоемно-остепненных лугов								
7	8.7	9.6	5.1	11.9	0.58	—	0.22	0.64
9	14.2	—	9.6	15.3	0.70	—	0.57	0.75
10	—	—	10.5	15.2	—	—	0.61	0.74
11	11.5	—	12.4	13.8	0.61	—	0.67	0.74
12	11.7	—	11.1	13.9	0.61	—	0.62	0.70
Класс аллювиафильных лугов								
14	15.4	—	—	—	0.70	—	—	—
16	14.0	—	12.5	13.9	0.70	—	0.67	0.64
18(22)	—	10.4	—	—	—	0.61	—	—
Класс настоящих (среднепоемных) лугов								
19	12.7	—	13.1	12.7	0.64	—	0.68	0.61
19—20	10.0	—	11.5	—	0.59	—	0.64	—
Класс болотных особо долгопоемных лугов								
24—25	—	10.8	—	—	—	0.65	—	—
25	—	11.1	—	—	—	0.66	—	—

относительно низким содержанием протеина и кормовых единиц, а типы 5 и 5—6, приуроченные к более тяжелым и, соответственно, более богатым почвам — явно более высокими показателями питательности (табл. 2).

В противоположность классу псаммофитно-пустошных лугов, питательность сена которых по годам засухи явно возрастает, в классе болотистых обедненных лугов наблюдается обратное: к 3-му году засухи содержание в сене и протеина, и кормовых единиц снижается. Видимо, это связано с тем, что здесь в засуху резко уменьшается не столько приток грунтовых вод, сколько содержание растворенных в них элементов питания. С возвратом обильного увлажнения (в 1994 г.) приток элементов питания вновь возрастает, а соответственно возрастают и показатели питательности корма.

В классе остепненно-краткопоемных лугов наиболее низкие показатели питательности сена имеет тип 7 с преобладанием типчака *Festuca valesiaca*. При этом здесь на 3-й год засухи резко снизилось содержание в сене и протеина (до 5 %), и особенно кормовых единиц (до 0.22). Это связано с выгоранием типчака к моменту укоса. С возвратом условий обильного увлажнения (в 1994 г.) показатели питательности

пышно развитого типчака резко возросли (табл. 2). Типы 9 и 10, приуроченные к двуслойным почвам (суглинисто-песчаным), за счет обилия в ценозах бобовых имели исходно высокое содержание в сене протеина и кормовых единиц. С изреживанием бобовых на 3-й год засухи содержание протеина и кормовых единиц существенно снизилось, а с возвратом условий обильного увлажнения и связанного с этим разрастания бобовых — резко возросло (табл. 2). Типы 11 и 12, приуроченные к суглинистым почвам, в связи с меньшим участием бобовых в ценозах имели исходно более низкое содержание протеина и более стабильное его содержание в последующие годы.

Среднепоемные луга с суглинистыми почвами, в соответствии с большей устойчивостью их увлажнения, характеризуются и большей стабильностью показателей питательности сена. При этом деятельно аллювиальный кострецовый луг (тип 16), несмотря на чисто злаковый состав ценоза, характеризуется более высокими показателями питательности сена, чем слабоаллювиальный луг (тип 19), в ценозе которого обильно разнотравье и участвуют бобовые. В этом, видимо, находит отражение более высокий уровень лугового плодородия деятельно аллювиальных почв в сравнении со слабо аллювиальными.

Таким образом, показатели питательности сена и их динамика определяются весьма различными факторами: в одних экологических классах — динамикой геохимических процессов оттока или притока элементов питания, в других — механическим (гранулометрическим) составом почв и их плодородием, в третьих — видовым составом фитоценозов и его динамикой. В связи с этим одни и те же изменения метеорологических условий вызывают на лугах различных экологических классов и типов различные или даже противоположно направленные изменения показателей питательности сена. Поэтому о каких-либо обобщенных поправочных коэффициентах связи питательности сена с метеоусловиями, пригодных для всех пойменных лугов, не может быть и речи.

Показатели продуктивности второго укоса (отавы)

На формирование 1-го укоса луговые фитоценозы расходуют много влаги, при этом существенно уменьшается ее содержание в корнеобитаемом слое почвы. Поэтому урожаи отав на лугах в значительной мере определяются количеством осадков, выпадающих в послеукосный период (июль—август). Однако в пойме эта зависимость на экологически различных типах лугов выражена в различной степени. Луга, приуроченные к почвам легкого механического состава (экологические типы 1, 2, 3, 7, 8, 9 и 10), характеризуются стабильно низкой отавностью. Напротив, притеррасные болотистые луга грунтового увлажнения (экологические типы 4, 5 и 6) характеризуются стабильно высокой отавностью, поскольку дефицит осадков в послеукосный период здесь компенсируется притоком влаги из грунтовых вод. Наиболее отзывчивы на обилие послеукосных осадков отавы краткопоемных лугов с суглинистыми почвами (экологические типы 11 и 12).

Отавность пойменных лугов определяется не только экологическим режимом экотопов, но и экобиоморфными особенностями доминирующих в фитоценозе видов. Так, на пойменных лугах имеются виды, которые независимо от условий послеукосного увлажнения почвы характеризуются «нулевой» отавностью (*Veratrum lobelianum* Bernh., *Allium angulosum* L.). *Beckmannia eruciformis* (L.) Host. даже при обильном увлажнении после скашивания отрастает слабо, а при дефиците влаги вообще не отрастает. Напротив, *Cirsium arvense* (L.) Scop. в условиях послеукосного дефицита влаги отрастает даже более интенсивно, чем при ее обилии.

Необходимо различать 2 принципиально различных типа отавности: сенокосный и пастбищный. Степень сенокосной отавности определяется величиной урожая отавы, отрастающей после первого укоса. В отличие от этого степень пастбищной отавности оценивается способностью трав отрастать после каждого из многократных стравливаний. Такие типично верховые злаки, как *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundi-*

ТАБЛИЦА 3

Среднемноголетние коэффициенты сенокосной отавности основных экологических типов лугов Окской поймы с суглинистыми почвами

Поемность	Аллювиальность	
	слабая	деятельная
Краткопоемные	0.25 (тип 12)	0.5 (тип 14)
Среднепоемные	0.3 (типы 19, 20)	0.66 (тип 16)
Долгопоемные	0.4 (тип 21)	0.77 (тип 18)

nacea, обладают высокой сенокосной отавностью, но низкой пастбищной. Напротив, такие типично низовые злаки, как *Poa angustifolia* L. и *Festuca rubra* L., обладают низкой сенокосной отавностью, но высокой пастбищной.

Степень сенокосной отавности трав определяется не только морфологическим типом и высотой отрастающих в отаве побегов, но также глубиной укоренения. Так, в условиях засухи при глубоком уровне грунтовых вод одновидовые посевы *Bromopsis inermis*, глубина укоренения которого превышала 200 см, дали в наших опытах отаву 25—30 см выс., а *Phleum pratense* L., глубина укоренения которого не превышает 60 см, после первого укоса вообще не отросла.

Если урожаи первого укоса природных неудобряемых лугов определяются в основном их экологическим типом, то урожаи отав в значительной мере зависят также от сроков проведения первого укоса: при ранних его сроках урожаи отав максимальны, а при поздних — минимальны. Между тем эталонные участки располагались на удаленных от хозяйств массивах, поэтому первый укос на них проводился в различные и, как правило, относительно поздние сроки. В связи с этим учеты урожаев отав на эталонных участках не могли дать представления о степени отавности, присущей тем типам лугов, которые они представляют. Поэтому для репрезентативной оценки степени отавности различных экологических категорий пойменных лугов нами были использованы результаты долголетних опытов с двуукосным использованием (при ежегодной уборке первого укоса в фазе сенокосной спелости). Такие опыты проводились К. А. Куркиным (Мещерский филиал ВНИИГиМ) с 1961 по 1969 г. на слабо аллювиальных лугах с преобладанием полуверховых злаков, П. И. Комахиным (Дединовская опытная станция по пойменному луговодству) с 1982 по 1989 г. на деятельно аллювиальных лугах с преобладанием верховых злаков. На основе среднемноголетних данных этих опытов получены среднемноголетние коэффициенты сенокосной отавности, представляющие отношение урожайности отав к урожайности первых укосов (табл. 3).

Коэффициенты сенокосной отавности деятельно аллювиальных лугов (экологические типы 14, 16 и 18) в 2 раза выше, чем у слабо аллювиальных (экологические типы 12, 19, 20 и 21). Это определяется прежде всего тем, что в аллювиафильных ценозах преобладают типично верховые глубокоукореняющиеся злаки (*Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*), формирующие отавы из высокорослых удлиненных вегетативных побегов и относительно мало снижающие урожаи отав в засушливые послеукосные периоды, тогда как в ценозах слабо аллювиальных лугов доминируют полуверховые (и низовые) неглубокоукореняющиеся злаки, формирующие отавы с преобладанием укороченных вегетативных побегов и существенно снижающие отавность в засушливые послеукосные периоды.

От срока первого укоса в значительной мере зависят не только урожаи отав, но и содержание в них протеина и кормовых единиц. В 1993 г. на эталонных участках, представляющих ряд экологических типов лугов, был проведен химический анализ сена не только первого укоса, но и отавы (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Показатели питательности сена первых укосов и отав с эталонных участков некоторых экологических типов лугов Окской поймы (данные 1993 г.)

Экологический тип	Содержание в сене			
	протеина, %		кормовых единиц (в 1 кг)	
	1-й укос	отава	1-й укос	отава
5	10.3	10.9	0.60	0.60
9	9.6	14.8	0.57	0.73
12	12.3	17.0	0.58	0.76
16	12.5	15.0	0.67	0.67
19	13.1	16.7	0.68	0.73

ТАБЛИЦА 5

Среднемноголетние показатели питательности сена первых укосов и отав (при двуукосном использовании) в опытах Дединовской опытной станции на природных лугах Окской поймы

Тип луга	Годы проведения опыта	Содержание в сене			
		протеина, %		кормовых единиц (в 1 кг)	
		1-й укос	отава	1-й укос	отава
Кострецово-разнотравно-бобовый (тип 12—14)	1966—1978	13.4	15.3	0.88	0.94
Кострецовый с ежой (тип 14)	1984—1987	10.5	11.7	0.68	0.75
Канареечниковый (тип 18)	1984—1989	10.2	12.0	0.65	0.72

Из табл. 4 видно, что на эталонном участке, представляющем тип 5, где 1-й укос был проведен в ранний срок, содержание протеина и кормовых единиц в сене отавы было практически равным их содержанию в 1-м укосе. В противоположность этому на эталонном участке, представляющем тип 12, где первый укос был проведен поздно и отава к моменту учета (1 сентября) находилась в начальных стадиях формирования, содержание протеина в сене было почти на 5 % выше, чем в первом укосе (а содержание кормовых единиц — на 0.18).

Для того чтобы выявить реальные отличия показателей питательности сена отав от таковых первых укосов (при проведении их в фазе сенокосной спелости, а отав — 1—5 сентября), нами использованы данные многолетних опытов, проводившихся Дединовской опытной станцией по пойменному луговодству в 1966—1989 гг. (табл. 5).

Как видно из табл. 5, при обилии в ценозе бобовых содержание протеина в отаве почти на 2 % превышает его содержание в 1-м укосе, а при доминировании злаков — в среднем на 1.5 %. Кормовых единиц в 1 кг сена отав по всем 3 опытам было больше на 0.07, чем в 1-м укосе. С учетом этого для отав показатели питательности, свойственные 1-м укосам, по каждому экологическому типу повышались на вышеуказанные величины.

Таким образом, оценка продуктивности отав оказывается производной от продуктивности первых укосов: а) умножая среднемноголетнюю урожайность первого укоса каждого из «отавных» экологических типов на соответствующий ему коэффициент

отавности (табл. 3), получаем среднемноголетнюю урожайность отавы; б) умножая последнюю на соответствующее экологическому типу среднемноголетнее значение содержания протеина, % (деленное на 100), в сене первого укоса, увеличенное на 1.5—2 % (в зависимости от содержания в ценозе бобовых), получаем среднемноголетний сбор протеина в отаве; в) умножая расчетную урожайность отав на соответствующее первому укосу содержание кормовых единиц, увеличенное на 0.07, получаем соответствующий каждому экологическому типу, дающему отаву, сбор кормовых единиц в отаве.

Эталонные параметры сезонной укосной продуктивности лугов Окской поймы

Сезонная укосная продуктивность псаммофитно-пустошных и псаммофитно-остепненных лугов (экологические типы 1, 2, 3, 7 и 8), практически не дающих отавы, равна продуктивности первого (и единственного) укоса. Для прочих экологических типов лугов сезонная укосная продуктивность равна сумме продукции первого укоса и отавы. В табл. 6 сведены полученные таким образом ориентировочные параметры укосной сезонной продуктивности основных экологических типов лугов Окской поймы. Самые низкие параметры получены для псаммофитно-пустошных лугов, а самые высокие — для аллювиафильных (за счет их высокой отавности). Если

ТАБЛИЦА 6

Эталонные параметры сезонной укосной продуктивности основных экологических типов природных лугов Окской поймы

Экологический тип	Фитоценоз	Урожайность, ц/га сена	Сбор кормовых единиц	Сбор протеина, ц/га	Бонитировочный разряд
	Класс псаммофитно-пустошных лугов				
1	Разнотравно-мохово-лишайниковый	4	220	0.5	VIII
2	Волосистоястребинковый	3	190	0.3	IX
3	Белоусовый	11	400	0.7	VII
3а	Душистоколосково-разнотравный	13	700	1.3	VI
	Класс болотистых обедненных (краткопоемных) лугов				
4	Белоусово-щучковый	18	1100	1.8	VI
4а	Душистоколосково-щучковый	22	1400	2.2	V
5	Щучково-злаковый с гравилатом	55	3400	7.6	II
	Класс краткопоемно-остепненных лугов				
7	Серебристолапчатково-типчаковый	12	700	1.3	VI—VII
9	Зеленоземлянично-мелкоразнотравный	25	1500	3.2	V
10	Горноклеверно-таволожковый	24	1300	2.8	V
11	Свербигово-маловасилистниковый	50	3100	6.4	II—III
12	Злаково-луговогераниевый	60	3800	7.3	I—II
	Класс аллювиафильных лугов				
14	Кострецовый с ежой сборной	67	4800	10.3	I
16	Кострецовый с канареечником	76	5300	10.7	I
18	Остроосоково-канареечниковый	82	5300	9.2	I
	Класс настоящих (среднепоемных) лугов				
19	Разнотравно-злаковый	55	3600	7.0	II
19—20	Лисохвостно-тимофеевковый	40	2500	4.4	III—IV

экологические типы 1 и 2 (разнотравно-мохово-лишайниковый и волосистоястребинковый), следуя В. И. Василевичу (1988), отнести не к луговому, а к пустошному типу растительности, то наиболее низкие параметры укосной продуктивности оказываются у типа 3 (белоусового). Его сезонная урожайность ниже таковой аллювиафильных кострецовых лугов в 7—8 раз (соответственно 11 и 70—80 ц/га сена), сезонный сбор кормовых единиц — в 12—13 раз (400 и 5000), а сезонный сбор протеина — в 16 раз (0.67 и 10.5 ц/га).

С помощью представленных в табл. 6 эталонных параметров можно оценить природную продуктивность лугов Окской поймы по их геоботаническим описаниям (без взятия укосов). Кроме того, эти параметры пригодны в качестве основы для бонитировки Окских лугов в рамках земельного кадастра. И. А. Цаценкин (1968) все кормовые угодья разделял на бонитировочные разряды по урожайности. По средне-многолетней урожайности сена он выделял 10 разрядов: самый высокий — I разряд (сезонная урожайность более 60 ц/га), самый низкий — X (0.5—1.5 ц/га). Наиболее низкие бонитировочные разряды (IX—VI) имеют псаммофитно-пустошные и псаммофитно-остепненные луга, а наиболее высокий разряд (I) — аллювиальные луга.

Заключение

Установленные нами эталонные параметры отражают в основном количественную сторону продуктивности лугов, поскольку показатели питательности корма далеко не определяют его качество. Важнейшим показателем качества корма является коэффициент его поедаемости. Интегральным показателем, совмещающим количественную и качественную стороны укосной продуктивности, является поедаемая масса. В уже упоминавшейся «Общесоюзной инструкции...» (1984) предлагается при оценке поедаемости сена пользоваться грубо ориентировочными придержками И. В. Ларина (1933). Согласно этим придержкам, при скармливании сена разнотравно-злаковых лугов в поймах рек потери составляют 1—2 %, тогда как реальных различий в поедаемости сена разных типов лугов в пойме неизмеримо больше. Кроме того, со времени выхода статьи Ларина по его инициативе проведены огромные работы по сбору сведений о поедаемости сена луговых трав. Анализ и обобщение опубликованных результатов этих работ дают возможность на основе геоботанического описания любого лугового фитоценоза достаточно точно определить коэффициент поедаемости даваемого им сена. Изложению разработанной нами методики определения коэффициентов поедаемости луговых травостоев и качественной их бонитировки (на основе информации, содержащейся в геоботанических описаниях) предполагается посвятить следующее сообщение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Боровые пустоши северо-запада РСФСР, их динамика и положение в классификации растительности // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 121—130.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Куркин К. А. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Ключи-определители экологических синтаксонов лугов Окской поймы и рациональных способов их использования // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 19—33.

Куркин К. А., Медведева А. С. Экология водопотребления орошаемых пастбищ // Вестн. с.-хоз. науки. 1979. № 4. С. 52—56.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Ларин И. В. О нормах и поправочных коэффициентах при учете урожайности кормовых угодий // Сов. ботаника. 1933. № 1. С. 35—44.

Львов Ю. А., Шепелева Л. Ф., Лапшина Е. Д. Флуктуации пойменных лугов и их продуктивность // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск, 1986. С. 35—40.

Методические указания по проведению научных исследований в XII пятилетке по луговодству. М., 1985. 171 с.

Общесоюзная инструкция по проведению геоботанического обследования природных кормовых угодий и составлению крупномасштабных геоботанических карт. М., 1984. 105 с.

Титов Ю. В., Нескрябина Е. С. Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме реки Хопер // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1385—1390.

Титов Ю. В., Печенюк Е. В. Динамика травяной растительности поймы реки Хопер. Л., 1990. 139 с.

Цаценкин И. А. Бонитировка кормовых угодий // Луга и пастбища. 1968. № 6. С. 22—23.

Шепелева Л. Ф. О влиянии половодья на продуктивность лугов поймы // Экология. 1986. № 2. С. 3—8.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству
ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
Московская обл.

Получено 16 VII 1996

SUMMARY

Ecological types of floodplain meadows predetermine differences in their natural hay cutting capacity. On this basis, productivity rates of the first cuts for hay (hay yield, fodder unit and protein collection) in standard the plots specific for ecological meadow types of the Oka River floodplain have been registered for some years. As the rowen productivity rates were determined not only by natural factors but also by the time of the first hay cutting, these characters were obtained by calculation. Average of many years coefficients for rowen capacity and the increases in food value rates of the first rate cuttings for the rowen hay required were determined from the findings of the many years experiments for main ecological flood meadow categories. It resulted in the table of parameters on seasonal hay cutting capacity of the main types of the Oka River floodplain meadows.

УДК 581.55 : 581.526.533

© С. С. Холод

ЦЕНОТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ. 1. ЦЕЛЬНОПОКРОВНЫЕ КУСТАРНИЧКОВО-ТРАВЯНО-МОХОВЫЕ (СФАГНОВЫЕ) ТУНДРЫ[1]

S. S. KHOLOD. COENOTIC APPROACH TO THE STUDY OF SPATIAL HETEROGENEITY OF VEGETATIONAL COVER IN TUNDRA ZONE. 1. CLOSED SHRUB-GRASS-MOSS (*SPHAGNUM*) TUNDRAS

Гетерогенный растительный покров ландшафтного уровня арктической Чукотки рассматривается с позиций ведущей роли ценотических факторов в его становлении. Такими факторами являются некоторые особенности синузиальной структуры, в частности взаимоотношения эдификаторной и подчиненной синузий в различных типах тундр, под которыми понимаются типы сложения арктической тундровой дернины. Существенным фактором становления гетерогенного растительного покрова является ослабление эдификаторной роли синузии сфагновых мхов на периферии области распространения цельнопокровных сфагновых тундр и, как следствие этого, внедрение в эту область синузий травянистых кочкообразователей, зеленых мхов и некочкообразующих трав. Эти синузии как самостоятельные территориальные образования вместе с фрагментами цельнопокровных сфагновых тундр формируют различные типы территориальных единиц, известные, в частности, как неупорядоченные структуры и комплексы.

Пространственная (территориальная) неоднородность растительного покрова тундры является одной из основных его особенностей, резко бросающейся в глаза и отмечаемой практически всеми исследователями тундровой зоны. Отсутствие древесного и спорадическая представленность кустарникового ярусов делают горизонтальную неоднородность растительного покрова тундры особенно яркой его чертой, привлекающей внимание к исследованию закономерностей ее формирования.

Во многих работах, посвященных изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундры, в частности при анализе причин, приводящих к возникновению такой неоднородности, основное внимание уделяется факторам абиотического характера. В числе таких факторов обычно рассматриваются: морозная сортировка грунтов, солифлюкция и медленное (вековое) сползание грунтов по склонам, различия в степени увлажнения, заснеженности и весенне-зимней обдуваемости местообитаний, литологическая и геохимическая разнокачественность субстрата. Все эти факторы, безусловно, влияют на видовой состав, обилие (покрытие) разных видов, характер сложения тундровой дернины и в конечном счете — на ценотические отношения между растениями. Акцент на абиотических факторах при изучении пространственной неоднородности растительного покрова во многих случаях помогает фиксировать в полевых условиях смену разностей растительности, рассматриваемых как те или иные синтаксономические категории (ассоциации, классы ассоциаций, формации, подтипы растительности). Корректному выделению и описанию в полевых условиях разностей растительности способствует то обстоятельство, что границы этих разностей на местности в пределах тундровой зоны в ряде случаев совпадают с ландшафтными рубежами разного ранга (например, с границами

[1] Работа проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-50780).

фаций, урочищ) или с геоморфологическими рубежами (например, с границами долины реки и водораздела; плоских бугорков и ложбинок, разделяющих эти бугорки, и т. д.). В целом такой подход к изучению дифференциации растительного покрова можно назвать ландшафтно-экологическим.

Сопряженное исследование и выделение в тундровой зоне разностей растительности и ландшафтных или геоморфологических категорий, безусловно, имеет свои преимущества при изучении горизонтальной неоднородности растительного покрова тундры на надценотическом (Грибова, Исаченко, 1972) уровне, при выделении разного рода структур растительного покрова (Холод, 1993). Однако при таком подходе часто остаются в стороне фитоценотические причины дифференции растительного покрова. Изучение таких причин становится особенно актуальным в тех случаях, когда границы разностей растительности на местности не совпадают с ландшафтными рубежами, в частности при резких, скачкообразных изменениях обилия доминирующих видов, происходящих на фоне малоизменяющейся ландшафтной среды, или в тех случаях, когда изменение фактора среды в благоприятную для какого-либо вида сторону не влечет за собой увеличения обилия этого вида. Такие случаи изменения или неизменения в соотношении обилий видов неоднократно описаны в литературе для различных геоботанических зон и типов растительности и связываются разными авторами с ценотическим влиянием одного вида на другой (в частности, с вытеснением или угнетением одного вида другим в результате ценотической конкуренции) (Норин, 1979). Существенное значение при анализе таких ситуаций приобретает изучение отношений между видами-эдификаторами и видами-ассектаторами или взаимоотношений между различными синузиями в сообществе, в частности между эдификаторной и подчиненной синузиями. Конкретные проявления этих отношений, находящие свое отражение в горизонтальной пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны и являются предметом этой и последующих публикаций.

В данной серии статей мы используем представления об эдификаторе, взаимоотношениях между эдификаторной и подчиненной синузиями для анализа некоторых особенностей растительного покрова подзоны арктической тундры Чукотки. Ряд основных моментов такого подхода, но применительно к растительности лесотундры, был рассмотрен в работах Б. Н. Норина (1970, 1979). Еще раньше ряд интересных идей в этом направлении был высказан Н. А. Миняевым (1963). В частности, Миняев предложил фитоценотический критерий для отграничения 2 проявлений комплексности растительного покрова (комплексных ассоциаций и комплексов ассоциаций) на верхнем пределе леса в Хибинском горном массиве. По мнению этих 2 авторов, формирование территориальной неоднородности или комплексности растительного покрова связано с отношениями между синузиями в сообществе и, в частности, с ослаблением эдификаторной силы господствующей синузии по мере продвижения к северу (от лесотундровой зоны к тундровой) или по мере подъема в горы (от северотаежного лесного пояса к горно-тундровому). В результате ослабления эдификаторной силы господствующей синузии (ярус разреженных деревьев) в зонах перехода от лесотундры к южной тундре или от подгольцового редколесья к полосе гольцовых кустарниковых тундр становится возможным внедрение под ее полог синузий, относящихся к другим ассоциациям и не связанных с эдификаторной синузией отношениями приспособления. Как следствие этого, возникает мозаичность или комплексность растительного покрова. Комплексность, по мнению Миняева, представляет собой всеобщее явление, присущее всем типам растительности и связанное с синузиальным строением многих ассоциаций. Признание относительной самостоятельности синузий в сообществе дало возможность Миняеву представить комплексность растительного покрова как результат исторического процесса распада первоначально сложного, многоярусного сообщества с высвобождением синузий нижнего яруса из-под полога эдификаторной синузии. Это, на наш взгляд, определило совершенно иной — эволюционно-фитоценотический — подход к трактовке гетерогенного растительного покрова, чем тот, который преобладает в настоящее время в геоботанике, т. е. ландшафтно-экологический.

Необходимо отметить, что основы фитоценотического подхода к изучению пространственной неоднородности растительного покрова были заложены и в ряде других работ отечественных геоботаников (Богдановская-Гиэнеф, 1928; Сочава, 1930; Андреев, 1954).

В ряде работ последнего времени можно найти указания на роль фитоценотического или биотического факторов в формировании пространственной неоднородности растительного покрова тундры. Так, А. Е. Катенин (1988) выделяет единицы биостратегической и фитоэкологической неоднородности на фоне обширного комплекса причин и соответственно типов неоднородности растительного покрова тундры, сформированных при главенствующей роли абиотических факторов. Н. В. Матвеева (1995) выделяет узловой тип горизонтальной структуры, связанный с воздействием растения-эдификатора на характер распределения в пространстве остальных растений, хотя и полагает при этом, что этот тип структуры не является характерным для тундровой зоны.

Во многих работах, посвященных изучению пространственной неоднородности растительного покрова, соотношение абиотических и биотических факторов в формировании покрова рассматривается через призму существования различных его уровней. Вопрос об уровнях или рангах пространственной неоднородности растительного покрова имеет существенное значение именно при изучении растительности тундровой зоны. Поэтому следует сделать замечание по этому вопросу, необходимое в ходе дальнейшего изложения.

Мы полагаем, что существенным тормозом для уяснения биотических, фитоценотических причин горизонтального расчленения тундровой растительности явилось принятие представления о жесткой границе между так называемыми внутриценотическим и надценотическим уровнями неоднородности (Грибова, Исаченко, 1972). Установление такой границы во многом было вызвано требованиями классификации и картирования растительности. Практика проведения последних способствовала тому, что выделение каждого из этих уровней стало связываться геоботаниками только с определенным комплексом причин — абиотических или биотических. В частности, выявление элементов растительного покрова на внутриценотическом уровне (мозаичность) стало связываться с комплексом биотических, а элементов покрова на надценотическом уровне — с комплексом абиотических (ландшафтно-экологических) причин. Такую точку зрения, следуя В. Н. Сукачеву (1928), развивал А. А. Корчагин (1976). Необходимо при этом отметить, что некоторые исследователи пытались выйти за пределы такого жесткого разграничения понятий и явлений. Так, в частности, П. Д. Ярошенко (1961) и В. Д. Александрова (1970) предположили, что мозаичность может явиться результатом первичной неоднородности абиотической среды. Однако этим самым подвергались сомнению только критерии мозаичности, что же касается явлений надценотической неоднородности, то здесь до настоящего времени господствующим остался подход, намеченный Сукачевым (1928), который полагал, что в основе комплексов ассоциаций лежит смена условий среды (почвенно-грунтовых и гидрологических). При такой ситуации диапазон применения ценотического подхода к изучению территориальной неоднородности растительного покрова оказался весьма суженным и охватывающим только явления мозаичности или внутриценотической неоднородности растительности.

Отметим то немаловажное обстоятельство, что Миняев, разграничивая комплексные ассоциации и комплексы ассоциаций, оба этих явления рассматривал с точки зрения одного процесса — ослабления силы эдификаторной синузии. Этот процесс определяет возможности «вторжения» в сложившуюся структуру ассоциации чуждых ей синузий. Даже при рассмотрении комплексов ассоциаций, которые Миняев считал «ландшафтологической» категорией, решающим у этого автора является ценотический фактор, а именно невозможность одной какой-либо синузии создать гомогенную среду для других синузий.

В нашем исследовании мы не отказываемся от рассмотрения растительного покрова тундровой зоны на 2 вышеуказанных уровнях неоднородности. Однако при

этом мы предварительно не устанавливаем уровень объекта исследования. Это связано с тем, что, согласно нашим представлениям, фитоценотическими причинами можно объяснить гораздо более широкий круг явлений территориальной неоднородности растительного покрова, чем только явления внутриценотической неоднородности или мозаичности. В этот круг явлений входят упоминавшиеся выше комбинации или структуры растительного покрова, представляющие собой образования надценотического или ландшафтного (Мазинг, 1988, 1994) уровня. Элементами структур могут являться фитоценозы или фрагменты фитоценозов. Однако в тундровой зоне далеко не вся растительность состоит из фитоценозов, одним из главных факторов сложения которых являются отношения конкуренции между разными особями и между группами растений, например ярусами (Куркин, 1984). В состав структур растительного покрова тундры часто входят отдельные синузии, микрогруппировки или агрегации растений. Последние, в частности, характеризуются отсутствием ценотических взаимоотношений между растениями (Норин, 1979). Объем структур растительного покрова в таком понимании становится близким объему понятия фитохора, которое Норин (1979) и Александрова (1983) предложили именно для растительного покрова тундровой зоны.[2]

Для анализа пространственной неоднородности растительного покрова нами выбрано несколько типов тундр исследованных районов. Под типом тундр мы понимаем в данной работе типы сложения арктической тундровой дернины, различающиеся между собой синузиальным строением тундровых сообществ, составом биоморф эдификаторной и подчиненной синузий, а также видовым составом эдификаторной синузии. Нами рассмотрены следующие типы тундр: 1) цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые тундры при доминировании в растительном покрове сфагновых мхов; 2) кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные) тундры.

Объектом нашего анализа является растительный покров северного, арктического склона Чукотского нагорья в его крайней северо-западной части (окр. полярной станции Валькаркай). Для этого района характерны кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные и сфагновые) тундры на протяженных подгорных шлейфах, болота на заболоченных приморских низинах, а также лишайниково-кустарничковые тундры и разреженные травянистые группировки на низко- и среднегорных поднятиях. Район работ на схеме ботанико-географического районирования Чукотки (Юрцев, 1973) отнесен к подзоне арктических тундр (приморская полоса). Исследования ценотической структуры различных типов тундр проводились нами в ходе крупномасштабного картирования ключевого участка приморской полосы арктической Чукотки. Кроме того, для этого же района нами (Холод, 1996) было произведено исследование переходной полосы (экотона) между территориями с преобладанием соответственно кустарничково-травяно-моховых и лишайниково-кустарничковых тундр и дана краткая характеристика растительности этого района. В данной статье рассмотрим роль ценотического фактора в сложении цельнопокровных кустарничково-травяно-моховых (сфагновых) тундр и место этих последних в структурах растительного покрова данного района.

---

[2] В работе 1994 г. Б. Н. Норин (1994) изменил свою точку зрения на объем и соотношение понятий «растительность» и «растительный покров». Тем не менее в данной серии работ мы придерживаемся более традиционного и устоявшегося в отечественной геоботанике представления (разделявшегося, впрочем, и самим Нориным в более ранних работах) на растительный покров как на образование, в которое входят наряду с ценотически ассоциированными также и ценотически неассоциированные группировки растений.

Цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые (сфагновые) тундры[3]

Основу этого типа составляет синузия сфагновых мхов: *Sphagnum lenense*,[4] *S. rubellum*, *S. balticum*, *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*. Доминантом среди этих видов является *S. lenense*, который в верхних частях аккумулятивных шлейфов (ниже снежников) образует сообщества цельнопокровного типа. Такие сообщества вытянуты единым контуром вниз по склону-шлейфу на 150—200 м особенно на тех секторах шлейфа, которые в течение всего лета увлажняются водами тающих снежников. Синузия сфагновых мхов, в которой эдификатором является *S. lenense* (покрытие до 75 %), а подчиненными видами — *S. rubellum* и *S. warnstorfii* (покрытие 10—15 %), определяет особенности строения, фитоценотического и флористического состава этих сообществ. Сфагновая дерновина достигает мощности 30 см, и в силу этого она является хорошим теплоизолятором: деятельный слой в мерзлом грунте под такой дерновиной не превышает 5 см, а иногда и вовсе отсутствует, и тогда живой покров сфагнумов лежит непосредственно на кровле мерзлой толщи. Последнее обстоятельство способствует тому, что талые воды снежников, скатываясь по поверхности мерзлой толщи в течение всего лета, создают режим постоянного переувлажнения верхней части шлейфа. Выход на поверхность грунта кровли мерзлой толщи способствует формированию в нижней части сфагновой дерновины устойчивых низких температур, что вместе с другой причиной — отсутствием оттаявшего рыхлого грунта — является существенным препятствием для поселения здесь ряда цветковых растений.

Ценозы цельнопокровных сфагновых тундр в целом характеризуются невысоким видовым разнообразием как цветковых, так и споровых растений, в частности мхов (табл. 1). Безусловно, это связано как с господством в данном районе пород кислого состава (алевролиты, сланцы), так и с окислением среды, осуществляемым сфагновыми мхами (Мазинг, 1994). Некоторое исключение составляют участки сфагновых тундр, формирующиеся на нагорных террасах, где на поверхности разбросаны обломки кристаллических пород. В этом случае в составе сфагновых тундр участвуют кустарнички *Dryas punctata, Ledum decumbens, Diapensia obovata* (табл. 1, *3*).

Отмеченные выше факторы (практически полное отсутствие деятельного слоя; холодная в целом среда сфагновой дерновины, особенно в ее нижней части; окисление среды сфагнумами) являются серьезным препятствием для произрастания здесь многих цветковых растений и в то же время благоприятствуют тому, что сфагновые мхи проявляют себя как достаточно сильные, конкурентомощные растения. Это свойство сфагновых мхов проявляется как в отношении других (листостебельных и печеночных) мхов, так и в отношении цветковых растений. Конкуренции сфагновых мхов не выдерживают такие мхи, как *Hylocomium splendens* var. *alaskanum, Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus uncinatus* и некоторые печеночники, в частности *Ptilidium ciliare.* Изредка в сфагновых сообществах и, как правило, в местах разрыва сфагнового ковра, встречаются только мелкие (8—12 см в диам.), очень уплотненные дерновинки из *Polytrichum juniperinum*, *Diplophyllum taxifolium*. Такие включения в сфагновый ковер формируются в силу внешних по отношению к ценотической роли сфагновых мхов причин: механического разрыва сфагнового ковра на более сухих или более крутых в рельефе участках подгорного шлейфа. На этих участках моховая дерновина истончается, в результате чего создается возможность для проявления почвенных криотурбаций (в данном случае — излияния на

---

[3] Мы ясно себе представляем все трудности выделения тундрового типа растительности и проблему его отграничения от других типов растительности (в частности, болотного) тундровой зоны (Юрцев, 1991). В данной статье мы опираемся на ряд представлений отечественного тундроведения (например, Городков, 1935), в соответствии с которыми сообщества сфагновых мхов с травами-кочкообразователями и маломощным слоем торфа относятся к тундровому типу растительности.

[4] Названия сосудистых растений приведены по работе Б. А. Юрцева с соавт. (1979), мохообразных — по сводкам А. Л. Абрамовой с соавт. (1961) и Н. А. Константиновой с соавт. (1992), лишайников — по работе И. И. Макаровой, А. Е. Катенина (1990).

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав цельнопокровных кустарничково-травяно-моховых сфагновых тундр транзитных позиций ландшафта

Виды	Номер описания						
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
	Проективное покрытие, %						
Кустарники							
Betula exilis			10				
Salix pulchra	10						3
S. fuscescens			12	12	10	10	2
Кустарнички							
Cassiope tetragona					5		
Diapensia obovata			+				
Dryas punctata		2	+	7			
Ledum decumbens			2		3		
Salix polaris var. *polaris*	7	10			3	3	1
Злаки							
Alopecurus alpinus subsp. *borealis*	2						
Arctagrostis latifolia	3	+			1		
Hierochloë pauciflora	8						
Poa arctica	3						+
Осоковидные							
Carex lugens		15	25	50	20	3	7
C. stans			8				
Eriophorum polystachion	9					7	7
E. vaginatum	5		12	7		17	10
Juncus biglumis					1		
Luzula wahlenberigii			+		2	2	2
Разнотравье							
Gastrolychnis apetala	+						
Gentiana algida			+				
Lagotis minor					+		
Pedicularis langsdorfii					+		
P. oederi			+				
P. sudetica subsp. *albolabiata*			+				1
Polygonum bistorta subsp. *ellipticum*	3	2					
P. viviparum			+	+	+	2	1
Saxifraga foliolosa	+		+	+			
S. porsildiana	+				+	3	
Senecio atropurpureus						+	+
S. tundricola	1						
Мхи сфагновые							
Sphagnum aongstroemii			2				
S. balticum		10	10		20		2
S. fimbriatum				20	25		
S. fuscum			2				
S. girgensohnii							3
S. lenense		50	60	20			
S. rubellum		10	7	25	5	5	
S. russowii						30	

Виды	Номер описания						
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
	Проективное покрытие, %						
Sphagnum subsecundum			2				
S. warnstorfii		10	2		10	10	10
Мхи зеленые							
Aulacomnium palustre	7	1	1	+			
A. turgidum	1	5			3		7
Dicranum sp.				+			
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	7						30
Polytrichum juniperinum						+	
Polytrichum sp.	4		1	+			
Tomenthypnum nitens	+						
Печеночники							
Diplophyllum taxifolium		5					
Gymnomitrion concinnatum		5					
Ptilidium ciliare	2						
Лишайники							
Cladonia sp.				+			
Dactylina arctica		1					

Примечание. «+» — присутствие вида.

поверхность суглинка) и укоренения на таких участках побегов ивы *Salix pulchra*, которая избегает условий сплошной сфагновой дерновины. Разрывы сфагнового ковра возникают и на тех участках, где на поверхность выходят крупные (40—60 см) обломки коренных пород. На нагорных террасах на таких участках между поверхностью обломков и сфагновой дерновиной обычно заключены дерновинки *Racomitrium lanuginosum*, небольшие куртины *Cassiope tetragona*, шпалеры *Dryas punctata* или подушки *Diapensia obovata* с очень мелкими дерновинками *Dicranum* sp. и латками лишайников *Cladonia uncialis*, *Cladina rangiferina*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon paschale* и др.

Существенным, на наш взгляд, признаком, позволяющим судить об эдификаторной мощи сфагновой синузии на подгорных шлейфах, является отсутствие какой-либо структурной упорядоченности в распределении в пространстве видов цветковых растений и мхов, включая те виды сфагнумов, которые играют подчиненную роль в моховом ковре (виды-ассектаторы). Эти мхи (*Sphagnum rubellum*, *S. warnstorfii*) вкраплены в ковер *S. lenense* мелкими (10—15 см в поперечнике) беспорядочно разбросанными дерновинками. В сфагновом покрове отсутствуют какие-либо устойчивые, т. е. многократно повторяющиеся в пространстве, сочетания видов, которые можно было бы рассматривать как ценоэлементы (в частности, как микрогруппировки или фрагменты фитоценозов). Нами отмечены на площадке размером 5 × 5 м следующие группировки: Sphagnum lenense—Eriophorum polystachion, Sphagnum fimbriatum—Hierochloë pauciflora, Sphagnum lenense—Eriophorum polystachion—Salix pulchra, Sphagnum lenense—Eriophorum polystachion—Salix polaris, Sphagnum fimbriatum—Eriophorum polystachion—E. vaginatum—Hylocomiun splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum, Sphagnum lenense—Carex stans, Sphagnum lenense—Carex stans—Salix fuscescens. Кроме вышеупомянутых группировок, на обследованном участке часто встречаются фрагменты синузии Sphagnum lenense без цветковых растений. Во всех перечисленных выше группировках преобладают виды сфагнумов

(65—85 %). В пределах обследованной площадки нами не встречено 2 сходных по составу сочетаний-группировок растений. Границы между этими группировками расплывчатые, одна разность постоянно «перетекает» в другую; какую-либо плановую конфигурацию каждой из этих группировок установить не удается. Отсутствие устойчивых в сфагновом покрове сочетаний видов является, на наш взгляд, признаком отсутствия подходящих для этих видов энтопиев, в которых эти виды могли бы формировать устойчивые группировки, и в целом — признаком высокой конкурентной мощности сфагновых мхов, вытесняющих эти виды с обычных для них энтопиев.

Такой вывод подтверждается ситуацией, наблюдаемой в растительном покрове на гипсометрически ниже расположенных участках приморского шлейфа, где на транзитных позициях рельефа (в условиях относительного дренажа верхних горизонтов почвы) при распадении сплошного сфагнового покрова некоторые виды зеленых мхов (в частности, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Aulacomnium turgidum*) становятся устойчивыми компонентами и доминантами синузии рыхлоковровых (Мазинг, 1982) мхов. Эта синузия активно участвует в формировании других типов тундр, в частности она совместно с травянистыми кочкообразователями *Eriophorum vaginatum* и *Carex lugens* образует микрогруппировки, являющиеся основой сообществ среднедренированных подгорных шлейфов.

Несколько по-другому обстоит дело с некоторыми видами цветковых растений, активно участвующими в сложении цельнопокровных тундр (*Carex stans, Hierochloë pauciflora, Eriophorum polystachion*). В условиях распада сплошного сфагнового ковра они не формируют устойчивых (т. е. многократно повторяющихся) сочетаний видов. Это, на наш взгляд, является характерной ценотической особенностью участков с застойным режимом увлажнения, о чем будет сказано далее.

В целом же переход от сплошного кустарничково-травяно-сфагнового ковра к спорадическому, особенно в условиях достаточно дренированных местообитаний, способствует созданию в местах разрыва этого ковра микро- и наноэнтопиев, благоприятных для формирования здесь различными видами мхов и цветковых растений устойчивых сочетаний видов, которые являются основой уже других микрогруппировок и сообществ. Что же касается цельнопокровных сфагновых тундр, то здесь каждый из этих видов испытывает сильное конкурентное давление со стороны сфагнумов, в результате чего эти виды оттесняются на неблагоприятные для них энтопии (например, скаты со сфагновых дерновин-подушек), где они не могут выступать в качестве эдификаторов синузий и микрогруппировок.

Об эдификаторной роли сфагновых мхов в рассматриваемом здесь типе сложения растительного покрова — цельнопокровных тундрах — можно судить по некоторым особенностям в соотношении значений покрытия видов одной из подчиненных синузий — низкокустарниковой, основу которой составляют 2 вида ив: *Salix fuscescens* и *S. pulchra* (синузия Salix fuscescens + S. pulchra). Роль каждого из этих видов в синузии во многом определяется степенью сомкнутости и мощностью сфагновой дерновины. На участках полного доминирования сфагнумов, в частности в приснежниковых частях террас, где покрытие *Sphagnum lenense* достигает 70—75 %, в низкокустарниковой синузии доминирует *Salix fuscescens* (покрытие более 15 %). Побеги этой ивы довольно густо переплетают верхнюю часть сфагновой подушки. *Salix pulchra* здесь имеет покрытие 2—3 %. Причиной малой доли участия этой ивы в низкокустарниковой синузии являются сплошной сфагновый покров, отсутствие участков оголенного грунта, к которым тяготеет *S. pulchra* в исследованном районе, и большая конкурентная мощность *S. fuscescens*, находящейся здесь в более благоприятных условиях, чем *S. pulchra*. Гипсометрически ниже этих участков, там, где намечается переход от верхней к средней части шлейфа (а это обычно наиболее крутая часть всего шлейфа — с уклоном 6—7°), происходит истончение сфагновой дерновины (до 8—12 см); в сфагновой синузии появляются наряду с господствующим видом *Sphagnum lenense* мозаично-островные вкрапления других сфагнумов (*S. fimbriatum, S. squarrosum*), при этом «высвобождаются» из-под сфагнового ковра кочки *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum*, появляются «прорехи» в сфагновом покрове и

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав болот и тундр супераквальных позиций ландшафта

Виды	Болота			Тундры
	номера описания			
	1	*2*	*3*	*4*
	проективное покрытие, %			
Кустарники				
Salix fuscescens				15
Злаки				
Calamagrostis holmii			+	+
Hierochloë pauciflora	2		3	
Осоковидные				
Carex stans	40	35	55	18
Eriophorum polystachion	10		15	18
E. vaginatum				7
Разнотравье				
Pedicularis sudetica subsp. *albolabiata*				1
Saxifraga foliolosa		+		
Senecio atropurpureus		1		
Мхи сфагновые				
Sphagnum aongstroemii	15	10		
S. fimbriatum	60	40		
S. girgensohnii	25	10		
S. squarrosum		30		
Мхи зеленые				
Aulacomnium palustre				40
A. turgidum				15
Calliergon richardsonii			45	
C. sarmentosum			20	
Dicranum sp.				5
Distichium capillaceum				5
Polytrichum juniperinum				+
P. strictum				2
Печеночники				
Blepharostoma trichophyllum				1
Lophozia sp.				3
Ptilidium ciliare			35	

Примечание. «+» — присутствие вида.

первые мелкие участки оголенного грунта. В этой зоне покрытие *Salix pulchra* увеличивается до 5—7 %, а покрытие *S. fuscescens* остается на значении 15—17 %. На некотором участке шлейфа такое соотношение в покрытии видов остается постоянным, что становится возможным благодаря ослаблению эдификаторной роли *Sphagnum lenense* (разреживание и истончение сфагнового покрова). В то же время нами отмечены случаи, когда в этой зоне *Salix pulchra* отсутствует, а обычные для нее энтопии — склоны кочек, неглубокие межкочечные понижения — занимает *S. fuscescens*. Это является показателем того, что эта ива в ряде случаев, так же как

и *S. pulchra*, избегает участков с мощной сфагновой дерновиной. Именно в этой зоне, где *S. fuscescens* выходит из зоны влияния эдификаторной синузии сфагновых мхов, эта ива формирует микрогруппировки совместно с зелеными мхами и печеночниками (*Ptilidium ciliare, Aulacomnium palustre, A. turgidum, Dicranum* sp., *Polytrichum strictum*). Состав мхов в этих микрогруппировках близок составу, который формируется в микрогруппировках с *Salix pulchra,* гипсометрически ниже по шлейфу (табл. 2). В данном случае *S. fuscescens*, выйдя из-под «пресса» сфагнумов, на некотором протяжении подгорного шлейфа оказывается видом, конкурентно более сильным, чем *S. pulchra.* По всей видимости, этому благоприятствует наличие в этой зоне микро- и наноэнтопиев с застойным увлажнением. Однако уже через 10—12 м по шлейфу, при появлении сети мелкого плоскостного стока, происходит полное выпадение *S. fuscescens* из растительного покрова и замена ее в микрогруппировках видом *S. pulchra.*

Таким образом, эдификаторная роль сфагновых мхов в рассмотренном случае проявляется в том, что их мощная дерновина подавляет конкурентные возможности обеих ив, в результате чего эти ивы и могут сосуществовать в сфагновой подушке. При выпадении сфагновых мхов конкурентные возможности ив проявляются в полную силу, что приводит к вытеснению одной из них другой на разных участках (в зависимости от степени дренированности субстрата) и к формированию каждой из них микрогруппировок с участием зеленых мхов. В условиях средней степени дренированности поверхностных горизонтов почвы ива *S. pulchra* оказывается более конкурентномощным растением, которое вытесняет с этих энтопиев вид *S. fuscescens.* Выход синузии S. fuscescens + S. pulchra из сферы господства сфагновых мхов (и ее самостоятельное существование на протяжении 15—20 м по шлейфу) мы рассматриваем как явление эгрессии синузий, описанное в цитированной выше работе Миняева.

Наибольшее свое выражение эдификаторная роль сфагновых мхов получает в центральной части области распространения цельнопокровных тундр (верхние части подгорных шлейфов). Но уже в периферической части такой области наблюдается постепенное ослабление эдификаторной роли сфагнумов. Одним из признаков ослабления эдификаторной роли сфагновой синузии является, как отмечено выше, появление в моховом покрове ряда других видов сфагнумов наряду с доминантом *Sphagnum lenense.* Для рассматриваемых нами случаев это, чаще всего, виды *S. balticum, S. fuscum, S. subsecundum*, реже — *S. aongstroemii.* Появление этих видов сфагнумов приводит к образованию хорошо выраженного сфагногенного микрорельефа (Мазинг, 1994), что связано с различной скоростью возобновления и нарастания дерновины у разных видов сфагнумов, а также у разных клонов одного вида (там же). Сфагногенный микрорельеф в условиях сосуществования в сфагновой синузии 5—6 видов рода *Sphagnum* представлен трехуровенной поверхностью, где каждый уровень образован покатой вершиной или скатом (боковиной) моховых подушек, образованных чаще всего различными видами сфагнумов. Наиболее высокие (до 30 см от поверхности грунта) куполообразные бугорки образованы *S. lenense*, их скаты (боковины) — *S. rubellum*; средний уровень образован подушками *S. balticum*, а самый нижний (5—7 см от поверхности грунта) — уплощенными и рыхловатыми дерновинками *S. fuscum* и *S. aongstroemii* (рис. 1).

Рассмотренные выше особенности цельнопокровных тундр позволяют сделать вывод о высокой эдификаторной роли сфагновых мхов в цельнопокровных тундрах, формирующихся в верхних частях подгорных шлейфов и протягивающихся единым контуром в направлении падения шлейфа на 150—200 м. Ослабление эдификаторной силы сфагнумов, которое прослеживается в периферической части области распространения цельнопокровных тундр, проявляется в формировании здесь синузий и микрогруппировок, являющихся основой других образований растительного покрова (типов тундр). Появление таких синузий и микрогруппировок способствует тому, что непосредственно за пределами распространения цельнопокровных тундр или в полосе контакта этого типа тундр с другими формируется гетерогенный растительный покров с характерными для него комбинациями или структурами.

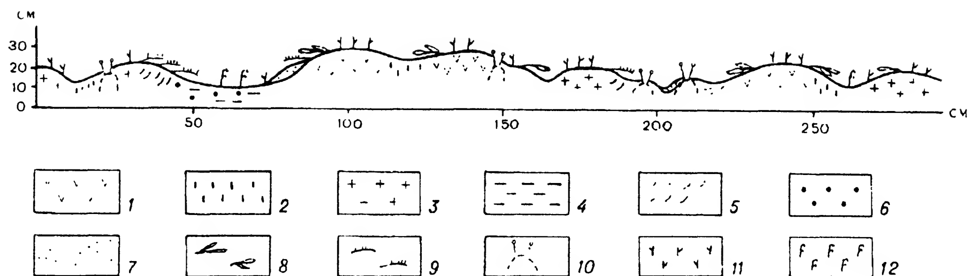


Рис. 1. Сфагногенный микрорельеф фрагмента цельнопокровной тундры в верхней части подгорного шлейфа.

Виды: *1 — Sphagnum lenense; 2 — S. rubellum; 3 — S. balticum; 4 — S. fuscum, S. aongstroemii; 5 — Aulacomnium palustre; 6 — Calliergon sarmentosum; 7 — Polytrichum strictum; 8 — Salix fuscescens; 9 — Betula exilis; 10 — Eriophorum vaginatum; 11 — Carex lugens; 12 — Luzula wahlenbergii.* По вертикальной оси — высота над кровлей мерзлых пород, см; по горизонтальной — расстояние, см.

Изложенные выше представления о соотношении в цельнопокровных тундрах различных групп растений позволяют наметить основы ценотического подхода к анализу пространственной гетерогенности растительного покрова тундры, сложенного в данном случае цельнопокровными сфагновыми тундрами и другими типами тундр, формирующимися на периферии области распространения сплошных сфагновых покровов. Далее, в качестве объектов такого анализа, нами рассматривается растительный покров заболоченной приморской равнины и средней части подгорных шлейфов исследованного района, в сложении которых существенную роль играют сфагновые мхи. При рассмотрении гетерогенного растительного покрова этих территорий мы избегаем детального морфологического анализа структур, уделив основное внимание обоснованию с предложенных выше позиций фитоценотических различий, возникающих внутри таких структур.

Приморская низменность представляет собой типичное супераквальное звено (Полынов, 1956) в стоково-геохимической серии ландшафта, характеризующееся высоким уровнем стояния грунтовых вод и наличием участков с застойным увлажнением. На этих участках значительно ослабевают позиции вида *Sphagnum lenense* и сфагновую дерновину формируют в основном виды *S. fimbriatum, S. girgensohnii, S. squarrosum, S. aongstroemii* (табл. 2, *1, 2*). Каждый из этих видов образует ковры диаметром 10—15 м, внутри которых наблюдается их вторичная дифференциация на подушки диаметром 2—3 м. Мощность сфагновой дерновины в центральной части таких подушек составляет 15—20 см, а в периферической — 5—7 см. Разновидовые сфагновые дерновины разделены промежутками в 2—5 м без сфагновых мхов. Ограничение площади действия эдификаторов сфагновых мхов влечет за собой вторичную дифференциацию среды на тех участках, которые не находятся в сфере эдификаторного влияния сфагнумов. Истончение сфагновой дерновины и ее разрывы приводят к тому, что на этих участках происходит более глубокое летнее оттаивание мерзлоты с последующим образованием западин и ложбин с водой и комплексом растительности болот низинного типа (Городков, 1935) (табл. 2, *3*). Господствующие позиции в растительности этих переобводненных понижений занимают водно-болотные (гипновые) мхи, в основном из рода *Calliergon*, а также *Ptilidium ciliare*; обычен также ярус однодольных цветковых: *Carex stans, Eriophorum polystachion, Hierochloë pauciflora, Calamagrostis holmii*. Характерно непостоянство флористического состава этих видов по разным западинкам. Кроме того, в соседних депрессиях покрытие одного вида может сильно варьировать (например, покрытие *Carex stans* варьирует в диапазоне 15—65 %). Такая ситуация с цветковыми растениями характерна не только для обводненных депрессий, но и для участков со значительным развитием сфагновых мхов. Цветковые растения не проявляют какого-либо «предпочтения» к тому или иному виду сфагнумов и состав их варьирует в разных сфагновых дерновинах. Такая

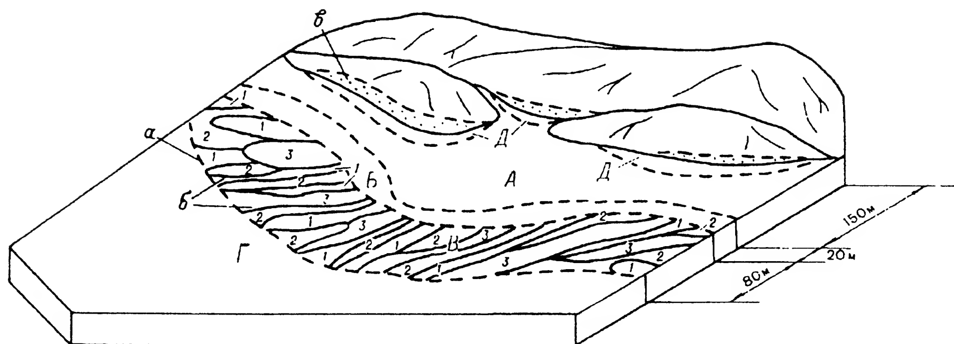


Рис. 2. Распределение элементов растительного покрова на транзитных позициях ландшафта.

Зоны растительного покрова: *А* — цельнопокровных сфагновых тундр (эдификаторная синузия сфагновых мхов, а также синузии: S. fuscescens + S. pulchra, Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum, Carex lugens + Eriophorum vaginatum); *Б* — пространственного обособления синузии сфагновых мхов и синузий Carex lugens + Eriophorum vaginatum, Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum; *В* — проявления полосчатого типа дифференциации покрова (полосы: *1* — с эдификаторной синузией сфагновых мхов и *Carex lugens*, *2* — с эдификаторной синузией сфагновых мхов и *Eriophorum vaginatum*, *3* — со смешением элементов покрова полос *1* и *2*); *Г* — ослабления эдификаторной роли сфагновых мхов и перемешивания популяций *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum*; *Д* — нивальной растительности. *а* — границы между зонами; *б* (внутри зоны *В*) — границы между полосами (элементами полосчатого типа дифференциации покрова); *в* — места залёживания снега. Масштаб полос внутри зоны *В* на рисунке увеличен относительно масштаба самих зон.

картина отсутствия флористически устойчивых сочетаний цветковых и варьирование значений покрытия одного вида на разных участках близка ситуации в растительном покрове вышеописанных цельнопокровных тундр.

На наш взгляд, такие особенности состава и значений покрытия цветковых растений в сообществах супераквальных позиций ландшафта исследованного района являются в известной степени «унаследованными» от цельнопокровных тундр, где эти виды в условиях сильного эдификаторного давления *Sphagnum lenense* не могли сформировать каких-либо флористически устойчивых группировок. Отсутствие таких группировок способствует тому, что границы на местности между элементами неоднородного растительного покрова становятся весьма расплывчатыми. Особенно способствует «размыванию» границ то обстоятельство, что сообщества или сложные группировки депрессий легко распадаются на отдельные ярусы, один из которых — ярус однодольных гигрофитов — постоянно «перекочевывает» в область господства сфагновых подушек.

Расплывчатость и неопределенность границ между группировками, а также варьирование площадей разных участков, относящихся к одному элементу, приводят к формированию морфологического типа структур, характеризующегося неупорядоченностью рисунка, образуемого их элементами. Ранее нами (Холод, 1986) морфологический тип подобных образований растительного покрова был назван неупорядоченными структурами. Нам представляется, что для объяснения процесса формирования этого типа структуры можно привлечь закономерности эволюционного становления фитоценотических отношений, в частности процесс наложения (ингрессии) и расхождения (эгрессии) синузий, происходивший на протяжении голоценового времени.

Рассмотрим еще один характерный пример дифференциации растительного покрова верхней части шлейфа под углом зрения взаимоотношений между эдификаторной и подчиненной синузиями. Общий характер пространственного распределения элементов покрова на этом шлейфе отражен на рис. 2. Здесь, в полосе перехода от верхней части шлейфа к средней (транзитные позиции, по: Мордкович и др., 1985) происходит рассеяние стока, идущего от снежников, расположенных у тыловых швов нагорных террас. Соответственно этому происходит трансформация тундр цельнопокровного типа (зона *А*) под влиянием убывания эдификаторной силы *Sphagnum lenense*. В результате этого так же, как и в супераквальных позициях ландшафта,

формируется гетерогенный растительный покров. Однако последний в данном случае характеризуется другими особенностями состава и сложения, чем растительный покров супераквальных позиций. В полосе перехода верхнего шлейфа в средний участки разрыва сфагновой дерновины занимают довольно сильные конкуренты сфагновых мхов — синузии трав-кочкообразователей (Carex lugens + Eriophorum vaginatium) и зеленых мхов (Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum), каждая из которых обособляется в довольно хорошо различимую отдельность (зона *Б*). При этом чередование фрагментов таких синузий не носит какого-либо упорядоченного характера. Но уже гипсометрически ниже (в средней части шлейфа) появляется отчетливо выраженная дифференциация растительности на 2 типа полос, чередующихся друг с другом и тянущихся вдоль падения шлейфа (зона *В*: *1*, *2*). Такие полосы имеют ширину 2—5 м и тянутся на 50—80 м. Они являются результатом перераспределения стока и хрящевато-щебнисто-суглинистого материала в процессе морозной сортировки. Один тип полос характеризуется более щебнистым составом грунтов, другой — щебнисто-суглинистым. На этих полосах происходит распадение одной из синузий на составные части и наложение каждой из этих частей на другую синузию. В верхних частях полос сначала происходит распадение синузии кочкообразователей: *Carex lugens* с рядом кустарничков и трав обособляются на щебнистых полосах, а *Eriophorum vaginatum* с кустарничками и травами — на щебнисто-суглинистых полосах. При этом господство в растительном покрове на обоих типах полос принадлежит сфагновым мхам (*Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum*, *S. balticum*, *S. warnstorfii*, *S. rubellum*) (табл. 1, *5*, *6*). Кроме того, для обоих типов полос характерна и общность ряда цветковых растений (*Salix fuscescens*, *S. polaris*, *Luzula wahlenbergii*, *Saxifraga porsildiana*, *Polygonum viviparum*); некоторые из них (*Salix fuscescens*) выходят на позиции субдоминантов. Такой растительный покров полос мы рассматриваем как случай наложения (ингрессии) синузии сфагновых мхов на синузии травянистых кочкообразователей (или их составные части) и кустарничков. Ведущая роль синузии сфагновых мхов в обоих типах полос проявляется в том, что популяции трав-кочкообразователей в них находятся в довольно угнетенном состоянии: кочки мелкие, редкие, довольно глубоко утопленные в сфагновый покров. Но уже в нижней части полос (зона *Г*) покрытие сфагновых мхов сокращается до 20 %, резко возрастает роль зеленых мхов и печеночников, и в этих условиях вновь происходит перемешивание популяций *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum* (табл. 1, *7*). При этом пропадает отчетливо выраженная дифференциация субстрата на полосы, а гетерогенность растительного покрова вновь принимает геометрически неупорядоченный характер. Мы полагаем, что ослабление эдификаторной силы сфагновых мхов в верхних частях полос приводит к тому, что эти мхи не могут «противостоять» дифференциации абиотической среды (в данном случае полосчатости субстрата, возникающей под влиянием перераспределения стока и сноса твердого материала по шлейфу). Это и позволяет наиболее сильной после сфагнумов синузии кочкообразователей использовать элементы неоднородной среды дифференцированно (т. е. по разным полосам) для освоения их популяциями 2 видов, составляющих синузию.

Таким образом, в формировании этого типа структур, известного в литературе как комплексы полосчатого типа, а также тесселляты (Катенин, 1988; Холод, 1993), решающую роль играет, с одной стороны, высокая эдификаторная роль синузии сфагновых мхов, а с другой — процесс ослабления этой роли в условиях перераспределения стока и иссушения субстрата. Ослабление эдификаторной силы синузии сфагновых мхов влечет за собой внедрение в область распространения цельнопокровных сфагновых тундр других синузий и формирование новых образований, которые мы, следуя Миняеву, будем называть конгрегациями синузий. Именно в качестве такой конгрегации мы рассматриваем сочетание синузий сфагновых мхов, травянистых кочкообразователей и однодольных цветковых. Мы полагаем, что гетерогенность растительного покрова, описанная в этой работе (неупорядоченные структуры и комплексы полосчатого типа), есть следствие исторических процессов

эгрессии (т. е. распада сложной конгрегации) и последующей ингрессии разных синузий. Подробно эти процессы будут рассмотрены в третьей, заключительной статье данного цикла.

Автор выражает благодарность Е. О. Кузьминой за определение сфагновых мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 714 с.

Александрова В. Д. Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970. С. 5—31.

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 143 с.

Андреев В. Н. Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию: Автореф. ... д-ра биол. наук. Л., 1954. 40 с.

Богдановская-Гиэнеф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естест.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 265—376.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.

Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137—331.

Катенин А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186—197.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночниковых и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1—2). С. 87—127.

Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т. 5. С. 7—313.

Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 437—447.

Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. зап. Тартуск. гос. ун-та. 1982. Вып. 590. С. 3—21.

Мазинг В. В. Структурные уровни растительного покрова // Уч. зап. Тартуск. гос. ун-та. 1988. Вып. 812. С. 122—141.

Мазинг В. В. Структурная организация болот // Биогеоценотические особенности болот и их рациональное использование. М., 1994. С. 38—60.

Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники межгорной равнины и низкогорий в среднем течении р. Амгуэмы на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 159—169.

Матвеева Н. В. Зональные факторы среды и структура растительного покрова тундровой зоны (на примере Таймыра): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 48 с.

Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. (По материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.; Л., 1963. 262 с.

Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. Новосибирск, 1985. 118 с.

Норин Б. Н. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 170—183.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Норин Б. Н. О типе растительности и типе растительного покрова в тундрах и полярных пустынях // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 35—45.

Полынов Б. Б. Учение о ландшафтах // Академик Б. Б. Полынов. Избранные труды. М., 1956. С. 492—511.

Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Тр. Бот. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 1—47.

Сукачев В. Н. Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). Л.; М., 1928. 232 с.

Холод С. С. Структура растительного покрова и ее отражение на геоботанических картах (на примере тундр Западной Чукотки): Автореф. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 18 с.

Холод С. С. Структуры растительного покрова острова Врангеля как отражение ландшафтной обстановки и ее исторических изменений // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 49—60.

Холод С. С. Экотоны в растительном покрове арктического склона Чукотского нагорья // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 72—84.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 30—41.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.; Л., 1961. 476 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1996

SUMMARY

The heterogeneous vegetation cover at the landscape level in the arctic Chukotka is considered in view of the leading role of some phytocoenotic factors. These phytocoenotic factors are some features of sinusial structure, especially a relationships between edificatorian sinusia and the subordinate ones in different types of tundra. The tundra types are interpreted as the specific pattern of the horizontal structure of arctic vegetation. The essential factor of the formation of geterogenous vegetation cover is the weakening of the edificatorian role of the sphagnum sinusia on the periphery of the area of the closed sphagnum tundras followed by the expansion of the sinusia of herbaceous tussocks, mosses and non-tussock grasses in this area. These sinusia as the independent phytocoenotic elements together with the closed sphagnum tundra fragments constitate different types of the spatial units which are khown as irregular spatial structures and compleces.

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев, Н. И. Филатова, К. Е. Чеботарева, Е. С. Нескрябина

ФУНКЦИОНАЛЬНО-СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ КРУПНОРАЗНОТРАВНО-ДЕРНИСТООСОКОВОГО СООБЩЕСТВА ПОЙМЫ РЕКИ ХОПЕР (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

S. N. SHEREMETIEV, N. I. FILATOVA, K. E. CHEBOTAREVA, E. S. NESKRJABINA. FUNCTIONAL AND STRUCTURAL ORGANIZATION OF SOME PLANTS OF HERB-*CAREX* COMMUNITY OF KHOPER RIVER FLOODPLAIN (VORONEZH REGION)

Проведено комплексное исследование доминантов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества на участке настоящего луга поймы р. Хопер (Хоперский государственный природный заповедник, Воронежская обл.). Исследованы следующие виды: *Carex caespitosa, Filipendula ulmaria, Iris pseudacorus, Sanguisorba officinalis, Valeriana wolgensis, Veronica longifolia.* В дневной и сезонной динамике изучены интенсивность транспирации, дефицит водного насыщения, оводненность листьев растений. Определены структурные характеристики растений: удельная поверхностная плотность листьев, индексы склероморфности, суккулентности и ксероморфности. Методами многомерного статистического анализа исследованы связи между показателями функционирования растений. Определены сложность организации водного режима для исследованных видов, эффективность использования ими почвенной влаги, относительная конкурентоспособность. Построена матрица экологического сходства. Обсуждаются вопросы связи функционального состояния и фитоценотического статуса видов.

Результаты исследований экологии водного режима растений (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Шереметьев, 1991) позволяют предположить, что организация водного режима растений (его динамика, сложность, соподчиненность показателей, их зависимость от факторов среды) наряду со структурной организацией во многом определяет относительную конкурентоспособность видов в сообществе, их экологическое сходство, эффективность использования почвенной влаги, способность преодолевать водный стресс. Для расширения исследований в этом направлении мы начали проводить полевые наблюдения в пойме р. Хопер (Хоперский государственный природный заповедник). Здесь имеется широкий градиент влажности почвы, на котором можно найти экосистемы от степной до болотной. В настоящей публикации мы представим краткую характеристику водного режима и некоторых показателей анатомической структуры видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества поймы р. Хопер. Целью работы является проверка предположения о том, что фитоценотический статус видов поддается определению с помощью ряда функциональных характеристик.

Материал и методика

Исследовали крупноразнотравно-дернистоосоковое сообщество, расположенное в притеррасной части поймы р. Хопер. Находящиеся здесь сообщества относятся к группе типов долгопоемных лугов и занимают экотопы с отметкой 270—290 см над меженью р. Хопер (Титов, Печенюк, 1990). Наблюдения проводили в 1995 г. Год наблюдений был достаточно засушливым (характеристика условий произрастания приводится далее в тексте). Средний за период наших наблюдений запас влаги в верхнем (0—30 см) горизонте почвы составлял 111.5 мм. Почва здесь иловато-глинистая, мощность гумусового горизонта 80—100 см, ниже расположен глеевый

горизонт с линзами песка. Травостой густой. Общее проективное покрытие составляет 90—100 %. Высота травостоя 100—170 см. Если ранее в данном сообществе было отмечено доминирование *Sanguisorba officinalis* L., *Lathyrus pratensis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Alopecurus pratensis* L., *Carex praecox* Schreb., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Galium physocarpum* Ledeb., *Poa trivialis* L. (Титов, Печенюк, 1990), то в год наших наблюдений основу травостоя составлял *Carex caespitosa* L., образующий крупные (до 50—70 см в диам.) кочки. На долю этого вида приходилось до 50 % проективного покрытия. Содоминантами были виды, занимавшие межкочечное пространство: *Filipendula ulmaria* (15—20 %), *Valeriana wolgensis* Kazak. (20—25), *Sanguisorba officinalis* (10), *Galium physocarpum* (10 %), а также *Veronica longifolia* L. и *Iris preudacorus* L. Последний вид, хотя и не имел заметного проективного покрытия, образовывал мощные дернины, имел высокие (до 110—130 см) побеги и оказывал заметное влияние на структуру травостоя. Поэтому объектами своих исследований в данном сообществе мы выбрали *Carex caespitosa* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Iris preudacorus* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Valeriana wolgensis* Kazak. и *Veronica longifolia* L.

Carex caespitosa — многолетнее короткокорневищное растение, образующее плотные дерновины и кочки. Корневая система мочковатая, достигающая (в основной своей массе) 30—40 см гл. Обычно растет по сырым лугам. Доминирует при сыролуговом и болотно-луговом увлажнении. По отношению к влаге является гигромезофитом.

Filipendula ulmaria — многолетнее растение с кистекорневой системой, достигающей 40—80 см гл., корневища до 5 см дл. Особи имеют 2—3 стебля до 100—150 см выс. Мезогигрофит, доминирует при сыролуговом и болотно-луговом увлажнении.

Iris pseudacorus — многолетнее растение (1—2 м выс.) с длинным толстым ветвистым корневищем. Мезогигрофит, доминирует в местообитаниях с прибрежно-водным увлажнением.

Sanguisorba officinalis — многолетнее растение с толстым горизонтальным древеснеющим корневищем, с многочисленными длинными тонкими корнями. Стебли 100—150 см выс. Мезофит, преобладает на лугах с влажнолуговым увлажнением.

Valeriana wolgensis — многолетнее растение, имеет короткое корневище, от которого отходят тонкие придаточные шнуровидные корни. Стебли цилиндрические, полые, 100—170 см выс. Мезофит, доминирует на влажных лугах.

Veronica longifolia — многолетнее растение (до 120 см выс.) с мелкой кистекорневой системой, достигающей 30 см гл. Мезогигрофит, преобладающий на долгопоемных лугах.

В дневной и сезонной динамике были подробно изучены интенсивность транспирации (методом быстрого взвешивания), дефицит водного насыщения (методом насыщения), оводненность листьев (весовым методом). Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью. Наблюдения проводили в разгар вегетации (июль-август), через 2—3 дня, с 8 до 20 ч (с интервалами в 1 ч). Кроме того, были определены удельная поверхностная плотность листьев, индексы склероморфности, суккулентности и ксероморфности.

Для морфолого-анатомического анализа фиксировали окончившие рост листья средней части генеративного побега. Методом точечного анализа с помощью морфометрических сеток случайного шага определен парциальный объем тканей листа и составлены гистологические диаграммы. Все измерения тканей и клеток проводили в 10-кратной повторности с определением среднеарифметических значений и доверительных интервалов измерений. Исходя из этих данных рассчитаны следующие универсальные показатели, характеризующие структуру листа (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988).

Индекс склероморфности $I_{скл}$ — показатель плотности сложения тканей листа, коррелирующий со степенью редукции поверхности органов. Оценивается по парциальному объему клеток, определяемому как разность между общим объемом листа и парциальным объемом межклетников $V_{мкл}{}^{n}$:

$$I_{скл} = 1 - V_{мкл}{}^{n}.$$

Индекс суккулентности $I_{сукк}$ — показатель содержания водоносных элементов в органе, коррелирующий с увеличением объема листа у ксерофитов суккулентного типа. Определяется как суммарный парциальный объем всех водоносных элементов листа $V_{вт^n}$ (водоносной паренхимы, крупных сильно вакуолизированных клеток эпидермиса или гиподермы, водоносной обкладки проводящих пучков и водоносных трихом):

$$I_{сукк} = \sum V_{вт^n}.$$

Индекс ксероморфности $I_{кс}$ — интегральный показатель, суммарно характеризующий трансформации органа в склероморфном и суккулентном направлениях. Определяется как произведение индексов склероморфности и суккулентности:

$$I_{кс} = I_{скл} \cdot I_{сукк} \cdot 100\ (\%).$$

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Коэффициенты корреляции, приведенные в работе, достоверны на доверительном уровне $P = 0.95$.

Результаты и обсуждение

Интенсивность транспирации (ИТ). У исследованных видов ИТ была, против ожидания, не очень высока. Исключение составляли *Sanguisorba officinalis* и *Veronica longifolia*, которые в среднем испаряли воду с достаточно высокой скоростью — 1.854 и 2.056 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$ соответственно (табл. 1). Наименьшую среднюю величину ИТ наблюдали у видов, занимающих ведущее положение в крупноразнотравно-дернистоосоковом сообществе: *Carex caespitosa* (1.339 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$) и *Valeriana wolgensis* (1.222 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$).

Типичный максимум данного признака (для характеристики которого мы используем квантили порядка 0.9) достигал у *Sanguisorba officinalis* 3 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$ (табл. 2). Заметно меньше величина максимума у *Veronica longifolia* (2.639 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$). У остальных видов максимальные значения ИТ были довольно близки друг к другу (табл. 2).

Среднее для основных видов сообщества значение ИТ (1.559 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$) было лишь на 15 % ниже величины (1.828 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$), предсказанной нами на основании предшествующих исследований пустынных, степных и луговых растений (Шереметьев, 1991; Шереметьев и др., 1992). С учетом новых данных можно уточнить соответствующее уравнение регрессии:

$$y = 0.0091x + 0.748,$$

где y — ИТ, $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$, x — запас влаги в верхнем (0—30 см) горизонте почвы, мм. Коэффициент корреляции для этой зависимости составляет 0.930, что, по нашему мнению, является хорошей предпосылкой для предсказания уровня испарения воды основными видами растений в сообществах, расположенных в разных частях широкого градиента влажности почвы (рис. 1). Из этой зависимости отчетливо видно, что средний уровень испарения воды растениями в большой степени определяется уровнем влажности почвы экотопа, в котором они произрастают.

Вместе с тем флюктуации ИТ возле этого среднего уровня могут быть как случайными, так и зависящими от других показателей водного режима и/или факторов среды. При этом характерно, что в более влажных экотопах, где вода в минимальной степени является лимитирующим фактором, преобладают случайные флюктуации показателя (в данном случае ИТ). Это видно из следующих данных. Множественный регрессионный анализ показал, что доля объясненной вариации (коэффициент множественной детерминации) интенсивности испарения воды растениями *Carex caespitosa* составляет 55.4 % (0.554). Этот показатель является довольно высоким для данных условий произрастания и наводит на мысль, что, несмотря на

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность транспирации (ИТ), дефицит водного насыщения (ДВН), содержание воды в листьях (СВ) у растений крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества

Даты, 1995 г.	Показатели								
	ИТ, гводы/гсух. массы · ч			ДВН, %			СВ, гводы/гсух. массы		
	n	$\overline{X}$	Sx	n	$\overline{X}$	Sx	n	$\overline{X}$	Sx
Carex caespitosa									
6 VII	26	1.149	0.299	26	24.2	4.1	26	1.813	0.181
8 VII	28	1.124	0.414	28	23.5	5.8	28	2.041	0.184
10 VII	26	1.350	0.475	26	19.1	4.0	26	2.020	0.180
14 VII	26	1.579	0.453	26	27.2	6.3	26	1.979	0.231
17 VII	24	1.156	0.362	24	23.6	6.1	24	2.091	0.239
23 VII	26	1.370	0.365	26	23.8	5.6	26	1.942	0.237
25 VII	22	1.902	0.616	22	22.0	4.6	22	1.966	0.282
31 VII	24	1.186	0.280	24	22.1	4.1	24	1.963	0.235
2 VIII	24	1.303	0.391	24	25.4	6.3	24	1.976	0.226
В целом для вида	226	1.339	0.471	224	24.4	5.6	224	1.979	0.230
Filipendula ulmaria									
6 VII	26	1.621	0.591	26	37.1	6.8	26	1.765	0.149
8 VII	28	1.549	0.718	28	30.4	7.7	28	1.866	0.188
10 VII	26	1.610	0.711	26	22.3	5.5	26	1.716	0.225
14 VII	24	1.357	0.390	24	27.9	9.7	24	1.846	0.361
17 VII	24	1.346	0.306	24	26.4	4.8	24	1.606	0.125
23 VII	26	1.075	0.302	26	34.6	5.1	26	1.551	0.078
25 VII	22	1.233	0.303	22	29.6	5.2	22	1.438	0.070
31 VII	24	1.477	0.397	24	26.7	6.6	24	1.437	0.101
2 VIII	24	1.623	0.570	24	26.2	7.5	24	1.491	0.081
В целом для вида	224	1.436	0.535	224	29.1	7.9	224	1.642	0.236
Iris pseudacorus									
6 VII	26	1.479	0.519	26	34.6	8.7	26	3.292	0.482
8 VII	28	1.321	0.377	28	33.6	10.2	28	3.308	0.353
10 VII	26	1.525	0.532	26	24.1	11.0	26	3.142	0.454
14 VII	26	1.341	0.535	26	21.5	6.0	26	2.917	0.256
17 VII	24	1.452	0.318	24	15.1	3.8	24	2.726	0.246
23 VII	26	1.356	0.420	26	16.6	6.3	26	2.769	0.307
25 VII	22	1.961	0.371	22	22.9	8.3	22	2.811	0.330
31 VII	24	1.404	0.356	24	21.5	9.0	24	2.693	0.347
2 VIII	24	1.214	0.210	24	18.8	7.3	24	2.385	0.225
В целом для вида	226	1.443	0.455	226	23.4	10.4	226	2.907	0.446
Sanguisorba officinalis									
6 VII	26	2.349	0.943	26	15.4	5.5	26	2.263	0.228
8 VII	30	2.029	1.063	30	13.5	4.6	30	2.433	0.269
10 VII	26	2.212	0.905	26	9.8	3.0	26	2.243	0.188
14 VII	26	2.003	0.504	26	12.5	3.5	26	2.210	0.188
17 VII	24	2.033	0.521	24	11.0	2.3	24	2.065	0.132
23 VII	26	1.970	0.725	26	12.8	2.3	26	1.972	0.120
25 VII	22	2.122	0.563	22	11.2	2.5	22	1.849	0.106
31 VII	24	1.934	0.648	24	8.4	2.5	24	1.896	0.124
2 VIII	24	1.835	0.483	24	10.7	2.1	24	1.763	0.154
В целом для вида	228	2.056	0.750	228	11.8	3.9	228	2.092	0.227

Даты, 1995 г.	Показатели								
	ИТ, гводы/гсух.массы · ч			ДВН, %			СВ, гводы/гсух. массы		
	n	$\overline{X}$	*Sx*	*n*	$\overline{X}$	*Sx*	*n*	$\overline{X}$	*Sx*
				Valeriana wolgensis					
6 VII	26	1.391	0.605	26	15.9	2.5	26	3.504	0.234
8 VII	30	1.228	0.571	28	13.8	5.3	30	4.451	0.543
10 VII	26	1.265	0.446	26	15.6	2.4	26	3.755	0.277
14 VII	26	1.045	0.236	26	17.2	4.3	26	3.921	0.348
17 VII	24	1.029	0.254	24	18.3	3.8	24	3.581	0.352
23 VII	26	1.044	0.342	26	19.3	3.0	26	3.741	0.582
25 VII	22	1.143	0.260	22	15.2	2.1	22	3.541	0.316
31 VII	24	1.367	0.500	24	12.9	2.4	24	3.388	0.290
2 VIII	24	1.493	0.400	24	13.7	2.0	24	3.410	0.196
В целом для вида	228	1.222	0.450	226	15.8	3.8	228	3.721	0.495
				Veronica longifolia					
6 VII	26	1.882	0.620	26	16.9	3.3	26	2.489	0.186
8 VII	28	1.929	0.650	28	17.0	4.4	28	2.779	0.321
10 VII	26	2.489	1.057	26	16.8	3.9	26	2.488	0.218
14 VII	26	1.589	0.585	26	20.1	3.6	26	2.428	0.273
17 VII	24	1.751	0.462	24	18.9	3.2	24	2.234	0.209
23 VII	26	1.451	0.537	26	21.6	3.9	26	2.247	0.158
25 VII	22	1.972	0.626	22	20.3	3.9	22	2.217	0.206
31 VII	24	1.780	0.420	24	16.0	5.2	24	2.290	0.284
2 VIII	24	1.846	0.450	24	16.1	2.2	24	2.252	0.202
В целом для вида	226	1.854	0.680	226	18.2	4.2	226	2.390	0.293
В целом для сообщества	1356	1.559	0.641	1354	20.3	8.6	1356	2.458	0.770

Примечание. *n* — число наблюдений; $\overline{X}$ — средние; *Sx* — стандартные отклонения.

доминирующее положение в фитоценозе, данный вид испытывал определенные трудности с почвенным водоснабжением. Действительно, этот год наблюдений был достаточно засушливым: выпало лишь небольшое количество осадков (около 80 мм) за 3 летних месяца, а дефицит влажности воздуха достигал в дневные часы 40 мб. Однако для большинства видов в данном сообществе эта ситуация не была экстремальной, так как недостаток воды в почве восполнялся за счет внутрипочвенного подтока воды, и поэтому запас влаги в верхнем горизонте почвы не опускался ниже 100 мм. Помимо этого многие растения восполняли недостаток воды за счет конденсационной влаги. Это в меньшей степени относится к *Carex caespitosa*, поскольку листья растений этого вида, судя по всему, лишь в незначительной степени используют эту влагу. Это подтверждается и тем, что бóльшая часть объясненной вариации (45.2 %) скорости испарения воды связана с дефицитом влажности воздуха (соответствующий F-критерий равен 229.3). Значительно меньшее влияние на этот показатель водного режима *Carex caespitosa* оказывают оводненность листьев и освещенность. Кроме того, этот вид образует массивные кочки 40—50 см в высоту. В них сосредоточена практически вся мочковатая корневая система растений. После окончания весеннего паводка водоснабжение *Carex caespitosa* резко ухудшается, поскольку корни лишь в небольшом количестве достигают почвы. Поэтому, несмотря на очень высокий запас воды в почвах, на которых обычно произрастает этот вид, реально он обеспечен водой на 30—40 % хуже, чем растения, полностью использующие почвенную воду этих же экотопов.

ТАБЛИЦА 2

Квантили интенсивности транспирации (ИТ), дефицита водного насыщения (ДВН), содержания воды (СВ) в листьях растений крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества

Виды	Квантили					Амплитуда ($q_{0.9} - q_{0.1}$)
	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
	ИТ, $г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$					
Carex caespitosa	0.818	1.022	1.281	1.579	1.960	1.141
Filipendula ulmaria	0.894	1.091	1.327	1.695	2.197	1.303
Iris pseudacorus	0.883	1.137	1.481	1.739	1.968	1.085
Sanguisorba officinalis	1.248	1.613	1.972	2.449	3.000	1.752
Valeriana wolgensis	0.753	0.914	1.162	1.440	1.729	0.976
Veronica longifolia	1.121	1.408	1.796	2.195	2.639	1.518
	ДВН, %					
Carex caespitosa	16.5	19.1	23.0	26.9	30.7	14.3
Filipendula ulmaria	19.1	23.9	29.2	34.5	39.8	20.7
Iris pseudacorus	11.8	15.2	20.5	30.6	39.7	27.8
Sanguisorba officinalis	7.1	9.5	11.7	13.8	16.4	9.4
Valeriana wolgensis	11.5	13.5	15.5	18.3	21.0	9.5
Veronica longifolia	12.7	15.2	18.2	20.9	23.7	11.1
	СВ, $г_{воды}/г_{сух. массы}$					
Carex caespitosa	1.691	1.808	1.975	2.126	2.298	0.607
Filipendula ulmaria	1.405	1.477	1.591	1.749	1.919	0.514
Iris pseudacorus	2.365	2.575	2.856	3.178	3.524	1.159
Sanguisorba officinalis	1.757	1.890	2.069	2.280	2.424	0.667
Valeriana wolgensis	3.222	3.400	3.613	3.934	4.306	1.084
Veronica longifolia	2.068	2.180	2.352	2.532	2.821	0.753

У остальных 5 видов флюктуации ИТ происходили преимущественно случайным образом. Доля объясненной вариации не превышала 30 %, а у *Valeriana wolgensis* и *Veronica longifolia* была меньше 10 % (7 и 9.6 % соответственно).

Дефицит водного насыщения (ДВН). У исследованных видов ДВН составлял в среднем 20.3 %. Наибольшая средняя величина этого показателя была у *Filipendula ulmaria* — 29.1 % (табл. 1). В среднем несколько меньшие значения ДВН наблюдали у *Carex caespitosa* и *Iris pseudacorus* (23.4 %). Минимальная величина показателя была у *Sanguisorba officinalis* (11.8 %). *Valeriana wolgensis* и *Veronica longifolia* по среднему значению ДВН занимали промежуточное положение (табл. 1). Такой разброс значений у видов одного сообщества может быть обусловлен различиями между этими видами в интенсивности транспирации и оводненности листьев. Можно отметить тенденцию увеличения ДВН у видов с одновременно минимальными значениями ИТ и содержания воды в листьях (рис. 2). Виды, для которых отмечаются минимальные величины ДВН, имеют одновременно и сравнительно высокие отметки ИТ и оводненности листьев. Промежуточное положение занимают виды, у которых векторы ИТ и содержания воды разнонаправленны. Диапазон изменений ДВН на рис. 2 укладывается в рамки типичных минимальных и максимальных значений для исследованных видов (табл. 2).

ДВН у изученных видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества был в среднем выше, чем предсказывала модель, разработанная нами ранее. Действительное значение водного дефицита в среднем для всех видов было равно 20.3 %, предсказанное — 16.4 %. Это превышение было обусловлено прежде всего очень большими величинами ДВН у *Filipendula ulmaria*, а в меньшей степени у *Carex*

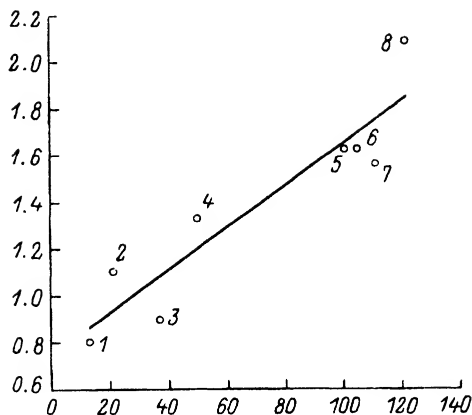


Рис. 1. Расположение сообществ на градиенте влажности почвы по среднему уровню интенсивности транспирации.

Каждая точка соответствует среднему для основных видов данного сообщества значению интенсивности транспирации. *1—8* — сообщества: *1* — ковыльково-луково-баглуровое (Заалтайская Гоби, Монголия), *2* — то же, но в условиях полива (там же), *3* — твердоосочково-змеевковое (пойма р. Орхон, Монголия), *4* — ковыльно-разнотравно-вострецовое (Восточная Монголия), *5* — злаково-осоковое (пойма р. Орхон, Монголия), *6* — осоково-разнотравно-злаковое (там же), *7* — крупноразнотравно-дернистоосоковое (пойма р. Хопер, Россия), *8* — злаково-богаторазнотравное (пойма р. Орхон, Монголия); *1—6, 8* — по данным С. Н. Шереметьева (1991). По оси абсцисс — запас влаги в слое почвы 0—30 см, мм; по оси ординат — интенсивность транспирации, г$_{воды}$/г$_{сух\ массы}$ · ч

caespitosa и *Iris pseudacorus* (табл. 1). Множественный регрессионный анализ показал, что средний уровень ДВН у основных видов сообщества зависит от запасов влаги в почве и дефицита влажности воздуха. Это в полной мере проявилось и для видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества. В уточненном виде модель для определения ДВН выглядит следующим образом:

$$z = 9.1 - 0.051x + 0.814y,$$

где z — средний уровень ДВН для сообщества, %, x — запас влаги в почве, мм, y — дефицит влажности воздуха, мб. Коэффициент множественной детерминации (скорректированный на степени свободы) достаточно высок и равен 0.806 (F-критерий равен 15.6).

Флюктуации ДВН возле среднего уровня обусловлены рядом внешних и внутренних факторов. Это прежде всего оводненность листьев, интенсивность транспирации, а также температура и дефицит влажности воздуха, освещенность. Однако нужно заметить, что выявленные зависимости, несмотря на то что они статистически достоверны, объясняют лишь небольшую долю вариации данного признака. Для *Carex caespitosa*, *Filipendula ulmaria* и *Valeriana wolgensis* доля объясненной вариации ДВН не превышала 17 %. Для *Iris pseudacorus*, *Sanguisorba officinalis* и *Ve-*

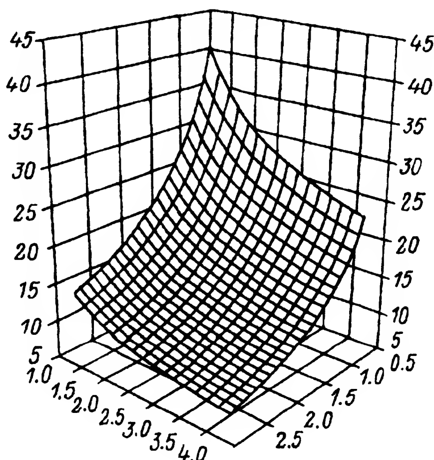


Рис. 2. Соотношение средних уровней дефицита водного насыщения с интенсивностью транспирации и содержанием воды в листьях растений крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества.

По вертикальной оси — ДВН, %; по горизонтальным осям: слева — СВ, г$_{воды}$/г$_{сух.\ массы}$, справа — ИТ, г$_{воды}$/г$_{сух.\ массы}$ · ч.

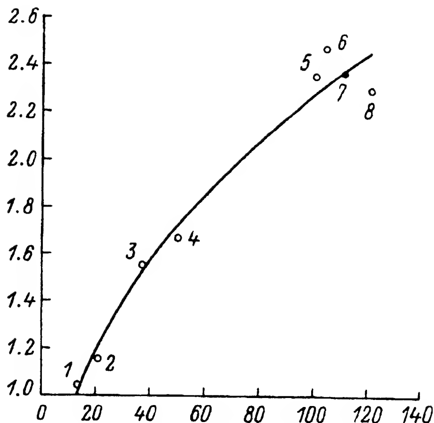


Рис. 3. Расположение сообществ (*1—8*) на градиенте влажности почвы по содержанию воды в листьях растений.

Каждая точка соответствует среднему значению содержания воды в листьях основных видов данного сообщества. *1—8* — сообщества (те же, что и на рис. 1). По оси абсцисс — запас влаги в слое почвы 0—30 см, мм; по оси ординат — содержание воды, $г_{воды}/г_{сух\ массы}$.

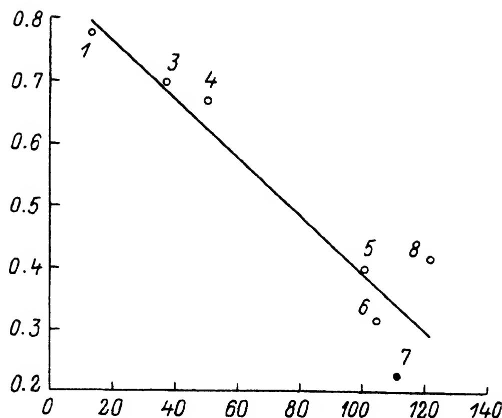


Рис. 4. Расположение сообществ на градиенте влажности почвы по сложности организации водного режима растений.

Каждая точка соответствует среднему уровню сложности организации водного режима основных видов данного сообщества. *1, 3—8* — сообщества (те же, что и на рис. 1; для сообщества *2* по этому показателю нет данных). По оси абсцисс — запас влаги в слое почвы 0—30 см, мм; по оси ординат — показатель сложности организации водного режима.

ronica longifolia она составляла 32—40 %. Это вполне соответствует нашим представлениям об изменении сложности организации водного режима на градиенте влажности почвы. Более подробно этот вопрос мы обсудим далее.

Содержание воды (СВ). В листьях растений крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества СВ изменялось в среднем в довольно широких пределах — от 1.642 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ у *Filipendula ulmaria* до 3.721 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ у *Valeriana wolgensis* (табл. 1). В среднем оводненность листьев у изученных видов растений данного сообщества находилась на высоком уровне (табл. 1), что обусловлено достаточно высокой влажностью почвы экотопа. Ранее (Шереметьев и др., 1992) было установлено, что средний уровень оводненности листьев (без учета суккулентных видов) основных видов какого-либо сообщества тесно связан с влажностью почвы экотопа. По нашему прогнозу, средний уровень СВ в листьях растений крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества должен был быть равен 2.410 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$. Действительное значение составило 2.365 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ (рис. 3), что незначительно отличается от предсказанного. С учетом данных, полученных в крупноразнотравно-дернистоосоковом сообществе, средний уровень оводненности листьев для основных видов любого травяного сообщества можно определить по формуле

$$y = 0.975 + 0.013x,$$

где y — средний уровень содержания воды в листьях основных видов сообщества, $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$, x — запас влаги в почве, мм. Коэффициент детерминации для этой зависимости равен 0.980, что является очень хорошей основой для прогноза оводненности листьев доминантов травяных экосистем на широком градиенте влажности почвы.

Флюктуации значений оводненности листьев растений данного сообщества возле среднего уровня СВ лишь в незначительной степени обусловлены влиянием внешних и внутренних факторов. Доля объясненной вариации находится в пределах 11—29 %. Это обусловлено, на наш взгляд, достаточно высокой влажностью почвы данного экотопа в течение всего периода наблюдений и низкой сложностью организации водного режима.

Сложность организации водного режима. Этот показатель, определяемый как средний коэффициент детерминации для всех обнаруженных связей между элементами водного режима, а также между этими элементами и факторами среды (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990), отражает следующую смысловую основу. Принято считать, что организованность какой-либо функциональной системы можно оценивать с помощью тех связей, которые накладывают определенные ограничения на реализацию ее элементов. Чем больше связей между элементами системы и чем эти связи сильнее, тем более сложно она организована. Распад всех связей или их слабая выраженность означает, по нашему мнению, что система перешла в такой режим функционирования, который диктуется ее конституционными свойствами, и она не испытывает заметного внешнего воздействия. Предыдущие исследования (Шереметьев, 1991, Шереметьев и др., 1992) показали, что организованность водообмена минимальна в гумидной части градиента влажности почвы и максимальна — в аридной. Эта закономерность подтвердилась при изучении видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества в 1995 г. в пойме р. Хопер (показатель сложности организации водного режима для основных видов сообщества равен 0.227). На рис. 4 показано среднее значение сложности организации основных видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества на градиенте влажности почвы (коэффициент корреляции равен 0.935). Отсюда ясно, что все показатели водного режима изученных в данном сообществе видов большей частью реализуются случайным образом возле некоторого конституционного уровня. Об этом свидетельствует проведенный нами многомерный статистический анализ.

Экологическое сходство. Экологическое сходство видов по потреблению ими почвенной влаги оценивали по формуле, приведенной в монографии П. Джиллера (1988):

$$\rho_{ij} = \frac{d_i - d_j}{(\omega_i^2 + \omega_j^2)/2},$$

где ρ_{ij} — безразмерная величина, характеризующая степень экологического сходства между видами i и j (считается, что если $|\rho| \leqslant 1$, то сходство между видами велико,

ТАБЛИЦА 3

Матрица экологического сходства видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества по потреблению почвенной влаги

						$\bar{\rho}$	$\lvert\bar{\rho}\rvert$	Эф	i
Valeriana wolgensis	−0.254	−0.433	−0.488	−1.096	−1.348	−0.724	0.724	0.82	0.44
0.254	*Carex caespitosa*	−0.192	−0.225	−0.880	−1.145	−0.438	0.539	0.89	0.49
0.433	0.192	*Filipendula ulmaria*	−0.014	−0.683	−1.015	−0.225	0.475	0.95	0.54
0.488	0.225	0.014	*Iris pseudacorus*	−0.710	−0.988	−0.194	0.485	0.95	0.54
1.096	0.880	0.683	0.710	*Veronica longifolia*	−0.282	0.617	0.73	1.19	0.71
1.348	1.145	1.051	0.988	0.282	*Sanguisorba officinalis*	0.963	0.963	1.31	0.78

Примечание. $\bar{\rho}$ — средний показатель экологического сходства каждого вида с остальными, Эф — показатель эффективности использования почвенной влаги растениями (увеличение показателя отражает уменьшение эффективности, и наоборот), i — индексы относительной конкурентоспособности видов по их отношению к почвенной влаге (как и в предыдущем случае, увеличение показателя отражает уменьшение относительной конкурентоспособности, и наоборот).

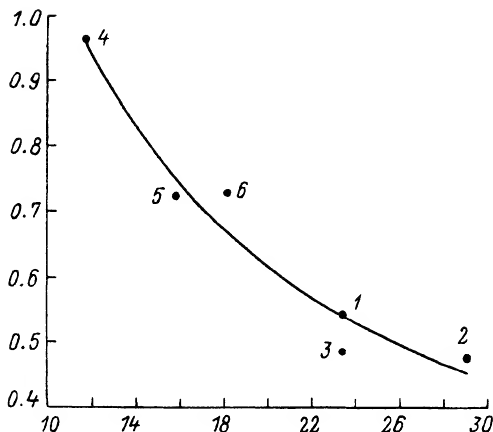


Рис. 5. Экологическое сходство и дефицит водного насыщения видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества.

Виды: *1* — *Carex caespitosa*, *2* — *Filipendula ulmaria*, *3* — *Iris pseudacorus*, *4* — *Sanguisorba officinalis*, *5* — *Valeriana wolgensis*, *6* — *Veronica longifolia*. По оси абсцисс — дефицит водного насыщения, %; по оси ординат — показатель экологического сходства видов (по модулю).

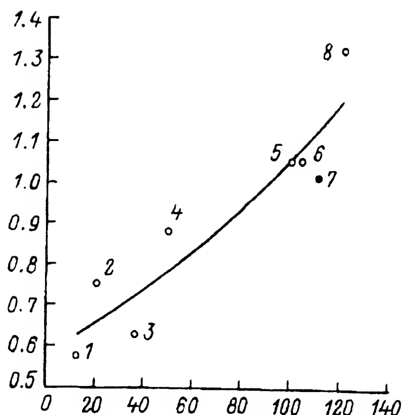


Рис. 6. Расположение сообществ на градиенте влажности почвы по эффективности использования почвенной влаги растениями.

Каждая точка соответствует среднему уровню эффективности использования почвенной влаги для основных видов данного сообщества. Обозначения сообществ (*1*—*8*) те же, что и на рис. 1. По оси абсцисс — запас влаги в слое почвы 0—30 см, мм; по оси ординат — показатель эффективности использования почвенной влаги.

если $|\rho| > 1$, то сходство выражено слабо, если $|\rho| > 3$, то сходство между видами не выражено), $d_i - d_j$ — разность средних значений ИТ, ω_i, ω_j — стандартные отклонения (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990).

Матрица экологического сходства видов, рассчитанная по этой формуле, приведена в табл. 3. Из этой таблицы видно, что в среднем все виды функционируют более или менее сходным образом: средние значения показателя экологического сходства по абсолютной величине < 1. Тем не менее можно отметить, что наименьшее экологическое сходство с другими видами сообщества демонстрируют *Sanguisorba officinalis* и *Valeriana wolgensis* (показатель $\bar{\rho}$ для этих видов в наибольшей степени отличается от нуля). Среди изученных видов можно выделить 3 группы по степени экологического сходства (в табл. 3 они обведены рамками). В состав 1-й группы входят *Valeriana wolgensis*, *Carex caespitosa*, *Filipendula ulmaria* и *Iris pseudacorus*. В состав 2-й — *Carex caespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Iris pseudacorus* и *Veronica longifolia*. В состав 3-й — *Iris pseudacorus*, *Veronica longifolia* и *Sanguisorba officinalis*. *Iris pseudacorus* входит в состав всех 3 групп, демонстрируя минимальное экологическое сходство с другими видами сообщества. Виды центральной группы входят в состав соседних, что указывает на сравнительно высокое экологическое сходство видов по потреблению ими почвенной влаги в данном сообществе. Это, по всей видимости, обусловлено высокой влажностью почвы, отсутствием или слабой выраженностью других лимитирующих факторов.

Несмотря на высокую степень экологического сходства видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества, можно отметить, что степень сходства какого-либо вида с остальными связана с ДВН (рис. 5). Виды с наибольшими значениями ДВН имеют наименьшие средние (по модулю) индексы экологического сходства.

Эффективность использования почвенной влаги и относительная конкурентоспособность видов. Эти показатели были определены по предложенным ранее формулам (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990). Соответствующие индексы приведены в табл. 3. Эффективность использования почвенной влаги видами данного сообщества в среднем не очень высока и соответствует положению этого сообщества на градиенте влажности почвы (рис. 6). В сообществах, располо-

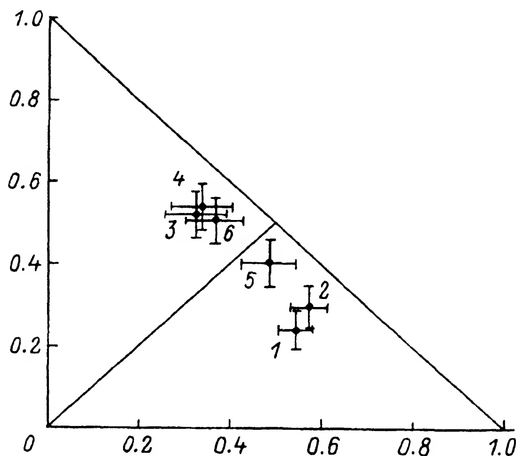


Рис. 7. Положение видов в поле отличий по совокупности показателей водного режима и удельной поверхностой плотности листьев.

Виды (*1—6*) те же, что и на рис. 5. По оси абсцисс — коэффициенты отношений со знаком «–»; по оси ординат — коэффициенты отношений со знаком «+».

женных в более сухих частях градиента, этот показатель заметно выше (увеличение величины данного индекса так же, как и индекса относительной конкурентоспособности, соответствует снижению эффективности и конкурентоспособности). Коэффициент корреляции для этой зависимости очень высок (0.927) и свидетельствует о том, что найденные ранее (Шереметьев, 1991) закономерности достаточно универсальны.

При сравнении (по среднедневным величинам) элементов водного режима, удельной поверхностной плотности листьев и их стандартных отклонений с помощью метода системного синтеза пространственных и функциональных данных (Стефанов, 1974) виды разделяются на 2 группы (рис. 7). В нижней части поля отличий расположились доминанты крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества: *Carex caespitosa*, *Filipendula ulmaria* и *Valeriana wolgensis*. В верхней части поля отличий достаточно компактной группой расположены *Iris pseudacorus*, *Sanguisorba officinalis* и *Veronica longifolia*. Таким образом, на примере крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества подтверждается ранее сделанный вывод (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990) о том, что виды, попадающие в нижнюю часть поля отличий, являются доминантами. Распределение видов в поле отличий также достаточно хорошо соответствует распределению видов по относительной конкурентоспособности и эффективности использования почвенной влаги (табл. 3). Однако по этим показателям *Carex caespitosa* занимает второе место, а *Valeriana wolgensis* — первое. Некоторое несовпадение геоботанических и физиологических данных, выявленное в ходе анализа, является следствием полидоминантной структуры данного сообщества. Тем не менее полученные данные о функционировании видов позволили составить довольно точную, на наш взгляд, картину иерархии видов в фитоценозе.

Морфолого-анатомический анализ. В результате проведения морфолого-анатомического анализа выявлено, что среди 6 изученных доминантов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества по анатомическому строению листа 5 видов являются мезофитами (*Sanguisorba officinalis*, *Filipendula ulmaria*, *Valeriana officinalis*, *Veronica longifolia*, *Carex caespitosa*) и только 1 — гигрофитом (*Iris pseudacorus*). Причем резкую границу между мезофитами и гигрофитами провести затруднительно вследствие широкого диапазона варьирования основных структурных признаков мезофитов.

Sanguisorba officinalis, *Filipendula ulmaria*, *Valeriana officinalis*, *Veronica longifolia* — это многолетние травы с мезоморфными довольно крупными, рассеченными

ТАБЛИЦА 4

Парциальный объем тканей и клеток, индексы склероморфности, суккулентности и ксероморфности, удельная поверхностная площадь листьев (УППЛ) видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества

Виды	Парциальный объем					Индексы			УППЛ, $мг_{сух. массы}/см^2$
	кутикула	эпидермис	мезофилл	проводящие ткани	межклетники	склероморфности	суккулентности	ксероморфности	
Carex caespitosa	3.32	11.20	31.36	17.52	36.60	0.63	0.11	6.97	16.5
Filipendula ulmaria	1.08	8.08	45.80	7.20	37.80	0.62	0.08	4.97	10.8
Iris pseudacorus	0.08	4.12	26.08	16.12	47.64	0.05	0.10	0.50	17.9
Sanguisorba officinalis	1.24	12.70	41.06	7.20	38.0	0.62	0.13	8.06	10.2
Valeriana wolgensis	1.16	6.54	47.12	7.28	37.90	0.62	0.07	4.34	9.7
Veronica longifolia	0	5.76	44.16	6.84	43.24	0.57	0.06	3.41	10.0

или сложными листьями, имеющими пластинку и черешок. Характерным анатомическим признаком этих растений является довольно рыхлый дорсивентральный мезофилл. Палисадная паренхима варьирует от 1-слойной у *Valeriana wolgensis* и *Sanguisorba officinalis* до 2-слойной у *Filipendula ulmaria* и *Veronica longifolia*. Клетки довольно крупные, вытянутой формы. Губчатая паренхима рыхлая, довольно крупноклетная, в основном изодиаметрическая с крупными межклетниками. Верхняя и нижняя эпидерма по размеру клеток почти не различается (относительно крупноклетные). Устьица некрупные.

Несмотря на некоторое варьирование структурных признаков, количественное соотношение тканей и клеток у всех растений оказалось сходным (табл. 4). На долю кутикулы приходится приблизительно 1 % объема листа, эпидермы — 6—12, хлоренхимы — 41—47, проводящих тканей — 7, межклетников — 36—43 %.

Carex caespitosa (мезофит) и *Iris pseudacorus* (гигрофит) — многолетники с линейными листьями (*Carex caespitosa* — около 4 мм шир., *Iris pseudacorus* — около 2 см), состоящими из пластинки и влагалища. Мезофилл изолатеральный у *Iris pseudacorus* и гомогенный у *Carex caespitosa*, со слабо выраженным слоем палисадных клеток. Все клетки мезофилла расположены рыхло. Межклетники довольно крупные, у *Iris pseudacorus* имеются воздухоносные полости. Эпидерма 1-слойная, с довольно крупными клетками в верхнем слое, с утолщенными наружными стенками. У *Carex caespitosa* довольно толстая кутикула, тяжи механических тканей представлены сверху и снизу проводящих пучков, в то время как у *Iris pseudacorus* механические ткани представлены очень слабо. Опушение отсутствует.

Анализ данных, приведенных в табл. 4, показывает, что у исследованных в крупноразнотравно-дернистоосоковом сообществе видов обнаружена статистическая связь между парциальным объемом проводящих тканей и хлоренхимы (рис. 8, *а*). У видов с наибольшим количеством проводящих тканей имеется наименьшее количество хлоренхимы. К этим видам относятся *Carex caespitosa* и *Iris pseudacorus*. У видов двудольных, напротив, меньшее количество проводящих тканей и большее — хлоренхимы ($r = 0.935$).

Количество проводящих тканей коррелирует с удельной поверхностной плотностью листьев (рис. 8, *б*). Максимальная удельная поверхностная плотность листьев

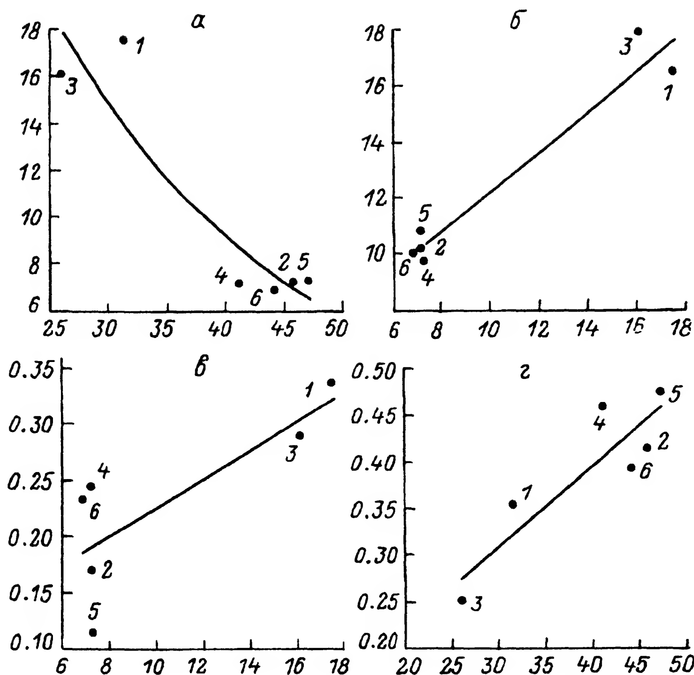


Рис. 8. Соотношения между различными анатомическими и функциональными показателями видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества.

Виды (*1*—*6*) те же, что и на рис. 5. По осям ординат: *а* — парциальный объем проводящих тканей, %; *б* — удельная поверхностная плотность листьев, $мг_{сух. массы}/см^2$; *в* — показатель сложности организации водного режима; *г* — показатель подвижности водного режима растений. По осям абсцисс — парциальный объем, %: *а*, *г* — хлоренхимы; *б*, *в* — проводящих тканей.

однодольных обусловлена, по всей видимости, большим развитием у этих видов проводящих тканей ($r = 0.973$).

Это обстоятельство сказывается также на некоторых особенностях водного режима растений. Так, мы обнаружили зависимость сложности организации водного режима видов от степени развития проводящих тканей (рис. 8, *в*; $r = 0.797$). Эта зависимость, по всей видимости, не поддается прямолинейной интерпретации, однако весьма красноречиво указывает на связь структурной и функциональной организации растений.

Об этом же свидетельствует и зависимость подвижности водного режима растений от степени развития в их листьях проводящих тканей и мезофилла. На рис. 8, *г* показано, что у видов, имеющих наибольшее количество хлоренхимы, показатели водного режима наименее подвижны ($r = 0.905$) (если рассматривать количество проводящих тканей и показатели подвижности, то зависимость будет обратная).

Выводы

Проведенный анализ позволяет заключить, что средние уровни показателей водного режима видов крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества подчиняются определенным закономерностям, которые обусловлены положением данного сообщества на градиенте влажности почвы. Поведение растений в данном случае не является уникальным и укладывается в рамки концепции, разработанной после изучения пустынных, степных и луговых растений Монголии (Шереметьев, 1991). Также можно отметить, что сложность организации водного режима и его подвижность имеют определенную структурную основу, хотя эти связи пока и не поддаются однозначной интерпретации.

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 95-04-11195а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 45—66.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.

Стефанов С. Б. Морфокинетический синтез отношений пространственных и функциональных данных // Биофизика. 1974. Т. 19. № 5. С. 884—887.

Титов Ю. В., Печенюк Е. В. Динамика травяной растительности поймы реки Хопер. Л., 1990. 140 с.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Сравнительный структурно-функциональный анализ пустынных, степных и луговых растений Монголии // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 44—58.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Хоперский государственный
природный заповедник
п/о Варварино Новохоперского р-на
Воронежская обл.

Получено 1 VII 1996

SUMMARY

Complex research of dominants of the *Carex caespitosa* community of the true meadow in floodplain of the Khoper river (Khoper reserve, Voronezh region) is made. The following species have been studied, *Carex caespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Iris pseudacorus*, *Sanguisorba officinalis*, *Valeriana wolgensis*, *Veronica longifolia*. Diurnal and seasonal dynamics of such parameters, as the transpiration rate, water saturation deficit, leaf water content have been investigated in detail. The structural characteristics of plants such as the specific superficial density of leaves, indices of scleromorphy, succulence and xeromorphy were also determined. Relations among parameters of function of plants were investigated using the methods of multidimensional statistical analysis. The complexity of the organization of water relations in the species investigated and the efficiency of their utilization of soil moisture as well as the relative competitive capacity were determined. A matrix of ecological similarity is constructed. The relations between functional condition and the phytocoenotic status of the species are discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29 : 625.712.5 : 58.074

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ СОВРЕМЕННЫХ САДОВ И ПАРКОВ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА (ОСНОВАННЫХ В 1920—1980-е ГОДЫ)

N. V. MALYSHEVA. THE LICHENS OF THE MODERN GARDENS AND PARKS OF ST. PETERSBURG (1920—1980th)

Изучены лишайники 75 садов, парков, бульваров и других объектов озеленения Санкт-Петербурга, созданных в 1920—1980-е гг. Выявлено 40 видов лишайников, преимущественно накипных и листоватых. Рассмотрено распределение лишайников по субстратам, зонам загрязнения атмосферного воздуха и состояния городских насаждений. Проведено сравнение с лишайниками исторических парков Санкт-Петербурга и его окрестностей, а также исторических некрополей.

В результате процесса урбанизации, роста городов и городского населения постоянно растет значение искусственных и естественных природных ландшафтов, специально формируемых для отдыха и оздоровления населения (Кохно, 1987). За период 1917—1973 гг. в Ленинграде было построено 956 новых ландшафтных объектов общего пользования площадью 1483 га (Шафран, 1975). В практике паркостроения получили широкое развитие городские парки культуры и отдыха, специализированные парки (например, детские), мемориальные, рекреационные парки, сады жилых районов и микрорайонов и др. (Кохно, 1980). Выработался особый стиль ландшафтной архитектуры, причем основы его разрабатывались именно в Петербурге (Шафран, 1975; Кохно, 1989).

С 1920 г. при закладке садов и парков использовались некоторые новые принципы озеленения городов (в том числе и Петербурга), изложенные в ряде работ (Иванова, 1960а; Хромов, 1973а, 1974, 1976; Архитектурная..., 1980; Кохно, 1980, 1987, 1989): планировочная организация рекреационных территорий в крупных городах с учетом социологических, демографических, санитарно-гигиенических, экономических факторов, использование экологических данных, стилистические особенности планировки, многофункциональность.

К современным мы относим сады и парки Санкт-Петербурга, которые были заложены в 1920—1980-е гг. Описание их приводится в ряде работ (Иванова, 1958, 1960б; Хромов, 1973б; Шафран, 1975; Жирнов, 1977; Залесская, Микулина, 1979; Боговая, Фурсова, 1988). Некоторые сады и парки находятся под охраной государства.

Цель данной работы — изучение лишайников современных садов и парков Петербурга, заложенных в 1920—1980 гг. Задачи исследования: 1) изучение видового состава лишайников; 2) рассмотрение закономерностей распределения лишайников в зависимости от субстрата, состояния зеленых насаждений, степени атмосферного загрязнения и площади парков; 3) выявление индикаторных видов, указывающих на состояние окружающей городской среды; 4) сравнение видового состава лишайников современных садов и парков с таковым исторических парков города и его окрестностей, а также исторических некрополей.

Ранее изучение лишайников современных садов и парков Санкт-Петербурга не проводилось.

Материал и методика

В данной работе мы старались изучить лихенофлору разных современных ландшафтных объектов: парков, садов, скверов, бульваров, созданных в разные периоды паркостроения. Всего было обследовано 75 объектов общей площадью 1693 га, что составляет примерно половину площади существующих парков, садов и скверов города. Данные по площадям и времени создания приводятся по ряду источников (Боговая, 1963; Тюльпанов, 1964; Романов, 1965, 1967; Гладкий, 1972; Красиков, 1972; Ходаков, 1986; Кохно, 1987; Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград, 1992), а также по данным Управления садово-паркового хозяйства Департамента по благоустройству и дорожному строительству мэрии Санкт-Петербурга.[1] Сведения по загрязненности атмосферного воздуха указываются по «Экологическому атласу Санкт-Петербурга» (1992 : 2), где на основе отношения сумм среднегодовых концентраций основных загрязняющих веществ к предельно допустимым концентрациям выделены 7 зон загрязнения: I — отношение < 0.1; II — > 0.1; III — > 0.25; IV — > 0.5; V — > 1; VI — > 2; VII — > 3. Состояние зеленых насаждений под воздействием городской среды приводится по этому же атласу (лист 8). На основе сезонных наблюдений за ходом развития растений с учетом уровня загрязнения воздуха и почв, а также анализа ежегодных затрат на их восстановление выделены 4 группы состояния зеленых насаждений под воздействием городской среды: I — нормальное; II — слабо подвержены влиянию; III — угнетены в средней степени; IV — угнетены в сильной степени (см. таблицу).

Сбор материала проводили в 1991—1995 гг. Собрано и определено 787 образцов лишайников. Обследовали различные местообитания и субстраты: кора деревьев (примерно 50 видов, свыше 3 млн экземпляров), фундаменты парковых построек и оград, валуны, пни, деревянные заборы, железобетонные конструкции (столбы, фундаменты).

Для сравнения лихенофлор исторических парков городских и загородных, исторических некрополей использовали коэффициент Съеренсена—Чекановского (K), а для выяснения зависимости количества видов лишайников от времени заложения парков, их площади, атмосферного загрязнения и состояния древесных насаждений рассчитывали коэффициент корреляции рангов Спирмена (r) и критические значения критерия Стьюдента (t-критерия) (Лакин, 1980).

Названия современных садов и парков приведены по списку, хранящемуся в Управлении садово-паркового хозяйства Департамента по благоустройству и дорожному строительству мэрии Санкт-Петербурга.

Названия лишайников даны по работе R. Santesson (1993).

Результаты и их обсуждение

В современных садах и парках Петербурга обнаружено 40 видов лишайников 22 родов (цифры в скобках после указания субстрата означают индекс сада или парка, под которыми он дан в таблице).

Bryoria implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. На коре липы (47), березы (50).

Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. У основания ствола сосны (29).

C. coniocraea (Flörke) Spreng. У основания ствола сосны (29, 41), березы (50, 52); на пнях (29, 41).

C. cornuta (L.) Hoffm. На пне (4).

C. fimbriata (L.) Fr. У основания ствола сосны (41), березы (29, 41, 50); на пне (41, 50).

Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. На коре тополя (50).

---

[1] Ныне — Управление садово-паркового хозяйства Комитета по благоустройству и дорожному хозяйству Администрации Санкт-Петербурга.

Краткая характеристика современных садов и парков Петербурга (заложенных в 1920—1980 гг.)

Индекс	Название	Время создания, реконструкции, год	Площадь, га	Зона загрязнения воздуха	Группа состояния насаждений	Число видов лишайников
1	Сад-партер на Марсовом поле	1920—1923; 1926; 1946	10.6	VI	III	2
2	Сад Смольного	1920	5.5	VI	II	6
3	Сад им. 9 января	1920—1924	10.5	VII	III	11
4	Парк культуры и отдыха им. Бабушкина	1920—1922	19.1	VI	IV	7
5	Деминский сад	1923; 1930	1.5	VII	III	2
6	Камский сад	1925	8.4	V	III	7
7	Сад им. Веры Слуцкой	1925	5.9	V	—	5
8	Шкиперский сад	1928	1.8	V	III	1
9	Сад «Василеостровец»	1930—1932; 1961	4.8	V	III	8
10	Сквер на Театральной площади	1931	0.34	VII	—	1
11	Сад по Измайловскому пр., 14	1933	0.3	VII	—	2
12	Сад на пл. Тургенева	1934	1.5	VI	III	5
13	Опочиненский сад	1937	2.7	V	III	8
14	Сад им. 30-летия Октября	1940	7.8	VII	III	3
15	Сквер на Троицкой площади	1948	3.0	VII	III	3
16	Приморский парк Победы	1945	133	III—V	I—III	18
17	Московский парк Победы	1945	67.6	VI—VII	III	12
18	Некрасовский сад	1945	3.0	VII	—	3
19	Сквер на пл. Ленина	1946—1950	1.6	VII	II	3
20	Сад «Олимпия»	1946	6	VII	II	6
21	Сквер у ст. м. «Петроградская»	1947	1.3	VII	III	3
22	Озеленение Лиговского пр.	1947; 1958; 1976	3.6	VI—VII	IV	1
23	Озеленение у Гостиного Двора	1948	0.13	VII	—	3
24	Бульвар Варшавский (Обводный канал, 118)	1949	0.87	VII	—	3
25	Сквер у Дворца молодежи	1950	3.4	VI	III	3
26	Сквер по пр. Динамо, 6	1950	0.5	IV	I	9
27	Бульвар по ул. Бол. Конюшенная	1951	0.49	VII	—	1
28	Смоленский сад	1952	1.7	VI	IV	2
29	Новоорловский парк	1955	144	II	II	13
30	Бульвар по ул. Бассейной	1956—1965	4.2	VI	IV	5
31	Парк на о-ве Декабристов	1958—1961	7.5	IV	II	9
32	Бульвар по Малодетскосельскому пр.	1958	0.3	VII	—	3
33	Сад на Пионерской пл. у ТЮЗа	1959—1963	9.8	VII	II	6
34	Бульвар Московского пр.	1959	10.3	V—VII	II	2
35	Озеленение ул. Савушкина	1959	1.6	V—VII	III	9
36	Южно-Приморский парк	1960—1970	50	II—III	II	18
37	Малоохтенский парк	1960	13.8	VII	II	5
38	Пионерский сад	1961	6.4	VI	III	6
39	Сквер у ст. м. «Ломоносовская»	1961	4.6	VI	IV	5
40	Парк у Велотрека	1962	12.7	V	III	4
41	Пискаревский парк	1962	116	V	III	12
42	Бульвар на ул. Замшина	1962	4.0	V—VII	III	5
43	Бульвар по ул. Красных Зорь	1962	6.7	V—VI	II	5
44	Сквер у гостиницы «Россия»	1963	2.9	VI	—	5
45	Сады на Московской пл.	1965	3.3	VII	IV	5

Индекс	Название	Время создания, реконструкции, год	Площадь, га	Зона загрязнения воздуха	Группа состояния насаждений	Число видов лишайников
46	Парк Авиаторов	1966	35.2	VI	II	6
47	Парк им. 50-летия Октября	1967—1987	46.3	VI—VII	II	9
48	Бульвар по Дальневосточному пр.	1967	11.3	VI—VII	IV	4
49	Пионерский парк	1968—1970	12.4	VI	III	16
50	Парк «Сосновая поляна»	1968	58.0	II	IV	25
51	Сквер у гостиницы «Советская»	1969	1.1	VI	IV	2
52	Парк «Сосновка»	1970	310	V—VI	III	12
53	Сад «Нева»	1970	10.1	VI—VII	II	3
54	Сад на ул. Замшина	1970	12.1	VII	III	3
55	Парк по пр. Большевиков, 69	1971	40.4	VI	III	5
56	Бульвар по ул. Крыленко	1972	19.2	V	IV	9
57	Парк в 38-м квартале Калининского р-на	1972—1980	33.0	VI	III	9
58	Заневский парк	1973	9.7	VI	II	5
59	Бульвар по ул. Кораблестроителей	1975	11.0	III—V	I	5
60	Сад на пр. Науки	1976	10.0	VI—VII	II	7
61	Парк по пр. Большевиков (у ст. м. «Улица Дыбенко»)	1980	56.8	V	III	8
62	Сквер у Спортивно-концертного комплекса им. Ленина	1980	19.2	V	IV	5
63	Сад на Меншиковском пр.	1980—1982	8.9	V	I	5
64	Парк в пойме Муринского ручья	1981	45.0	III—V	III	6
65	Сквер у ст. м. «Звездная»	1982	6.5	IV	—	6
66	Сад на пр. Просвещения	1982—1985	10.6	IV	III	8
67	Сад в 3-м квартале Купчино	1983	13.9	V—VI	IV	2
68	Озеленение ул. Парашютной	1984	18.3	III	III	6
69	Парк Интернационалистов	1984—1986	50.8	V—VI	IV	2
70	Сквер у кинотеатра «Спутник»	1985	5.6	VI	IV	4
71	Сад «Дубовая роща»	1986	16.2	III	—	10
72	Парк в 24-м квартале Купчино	1988	32.0	V	III	3
73	Парк Пулковский	1988	40.9	IV	IV	8
74	Сквер по пр. Большевиков	1988	18.6	V	III	7
75	Парк Городов-героев	1989	25.0	VI	IV	5

Caloplaca holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade. На коре тополя (44, 50, 56), ивы (73), вяза (74); на железобетонном столбе (49).

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. На железобетонных конструкциях (9, 35, 49); на гранитном поребрике (36).

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. На коре клена платановидного (2), каштана конского (36), сирени (49).

Cetraria chlorophylla (Willd. in Humb.) Vain. На коре дуба (52), березы (41, 50).

C. sepincola (Ehrh.) Ach. На коре липы (16, 49, 66), клена платановидного (26), березы (50, 52).

Graphis scripta (L.) Ach. На коре липы (36).

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. На коре сосны (29, 41, 50, 62), ели колючей (57), липы (1—4, 6, 15, 16, 19, 23, 33, 36, 39, 40, 46, 47, 49, 53, 57, 58, 60, 63, 64, 66), дуба (16, 33, 52), вяза (46, 54, 62, 64), клена платановидного (7, 26, 49, 53, 62), клена американского (17, 28), ясеня (16, 26, 64), рябины (50, 62), тополя (9, 12, 13, 16, 17,

31, 38, 49, 52, 57, 64), ивы (4, 16, 29, 31, 33, 37, 38, 39, 41, 68), березы (29, 41, 50, 52, 57, 62), ольхи (50), сирени (49); на пне (41, 50, 61).

Hypocenomyce scalaris (Ach.) M. Choisy. На коре сосны (29, 41, 50), липы (16).

Lecanora allophana Nyl. На коре тополя (50), каштана конского (36).

L. argentata (Ach.) Malme. На коре липы (36, 50, 57), тополя (25, 36, 37, 49, 50, 56), дуба (16), вяза (59, 72), ивы (50, 71, 73).

L. carpinea (L.) Vain. На коре рябины (50).

L. crenulata Hook. На железобетонном фундаменте ограды (9).

L. dispersa (Pers.) Sommerf. На железобетонных конструкциях (9, 35, 49), гранитном поребрике (36).

L. hagenii (Ach.) Ach. На коре сосны (41), липы (1—4, 6, 15, 16, 18, 19, 33, 34, 36, 43, 46, 47, 49, 53, 58, 60, 61, 63, 64, 66), дуба (33, 46, 52), ясеня (16, 26, 30), клена платановидного (7, 21, 26, 41, 49), клена американского (6, 17, 68), вяза (3, 5, 22, 36, 38, 46, 49, 54, 56, 58, 60, 62, 64, 65, 69), тополя (3, 9, 12—14, 16—18, 20, 29, 30, 31, 32, 35—37, 44—51, 54—58, 61, 64, 69, 70, 74, 75), березы (13, 68), ивы (3, 9, 12—14, 16, 17, 29, 32, 33, 36—39, 42, 46, 50, 55, 60, 64, 68, 71, 73), каштана конского (36, 49), сирени (36, 49), боярышника (3, 50); на железобетонном фундаменте ограды (20).

L. symmicta (Ach.) Ach. На коре липы (2, 33, 36, 60, 62, 63, 71), клена платановидного (26), тополя (16, 50), вяза (59), березы (29, 41, 52), ивы (29, 60, 68), сирени (49), рябины (50).

Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr. На коре тополя (25).

Lecidella euphorea (Flörke) Hertel in Hawksw. На коре тополя (16, 50), ивы (3).

Lepraria incana (L.) Ach. На коре сосны (29), липы (16), дуба (16), березы (29).

Melanelia exasperata (De Not.) Essl. На коре липы (66), клена платановидного (26).

M. exasperatula (Nyl.) Essl. На коре клена американского (17).

Parmelia sulcata Taylor. На коре липы (2, 16, 23, 33, 36, 40, 46, 47, 49, 61, 64, 66, 71, 74), ясеня (16, 26), клена платановидного (26, 35, 41, 49, 62), клена американского (6, 17), дуба (46, 52), вяза (3, 36, 38, 46, 66), тополя (9, 12, 13, 16, 38, 49, 50, 52, 57, 61, 71), ивы (4, 16, 29, 31, 36—39, 42, 68), березы (50, 57, 62), каштана конского (49), сирени (49), рябины (50, 62); на пне (50, 61).

Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl. На коре березы (50).

Phaeophyscia nigricans (Flörke) Moberg. На коре клена американского (17).

P. orbicularis (Neck.) Moberg. На коре тополя (3, 13, 16, 17, 20, 29, 30, 32, 35, 45, 48, 49, 50, 52, 55, 56, 58, 71, 74), ясеня (11, 24), клена платановидного (70), клена американского (3, 6, 17, 24), вяза (3, 56, 65), ивы (3, 31, 35, 36, 45, 73); на железобетонной конструкции (52); гранитном поребрике (36).

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier. На коре липы (36), тополя (13, 16, 17, 49, 50), ивы (4).

P. dubia (Hoffm.) Lettau. На коре тополя (16, 17, 20, 47, 55, 70), клена платановидного (21, 46), клена американского (3), вяза (60), березы (61), ивы (3, 12, 31, 36, 42).

P. stellaris (L.) Nyl. На коре липы (19, 33, 36, 43, 45, 49, 56, 61, 62, 64, 66, 71, 74), клена платановидного (3, 41), клена американского (17, 68), вяза (7, 36, 46, 49, 52, 56, 59, 62, 64—67, 72), тополя (13, 16, 17, 29, 31, 35, 36, 44, 46—48, 50, 55, 57, 61, 63—66, 71, 75), ивы (29, 36, 39, 42, 46, 50, 60, 68, 71, 73), ясеня (30, 65), дуба (36, 46), сирени (36), каштана конского (36), боярышника (50).

P. tenella (Scop) DC. На коре липы (36), вяза (7), тополя (3, 4, 13, 16, 17, 20, 49, 50, 56, 57, 71), клена платановидного (26), клена американского (6, 17), ивы (31, 38, 41).

Physconia distorta (With.) Laundon. На коре тополя (16, 50).

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda. На коре сосны (16, 29, 41, 49, 50, 62), ели колючей (57), липы (2—4, 8, 10, 16, 23, 24, 27, 33, 34, 39, 40, 45—47, 53, 57, 58, 62, 64, 66, 74), дуба (4), ясеня (3, 11, 16, 24, 26, 30, 64, 65), клена

платановидного (3, 7, 35, 49, 53, 62, 70), клена американского (3, 6, 24, 28), тополя (3, 9, 12—14, 17, 18, 28, 30—32, 38, 44, 46, 49—51, 55, 56, 58, 64—66), вяза (5, 7, 9, 20, 35, 38, 46, 54, 56, 58—60, 62, 64, 67, 69, 72), березы (13, 29, 35, 41, 50, 52, 57, 62), ивы (12, 14, 16, 31, 38, 39, 45, 50, 73), рябины (62), сирени (36), боярышника (50), яблони (46), черемухи (11); на пне (61, 69, 71, 74, 75).

Verrucaria muralis Ach. На железобетонных фундаментах (3, 9, 20, 35).

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai. На коре сосны (29), березы (41, 50, 52), рябины (50).

Xanthoria parietina (L.) Th. Fr. На коре тополя (16—18, 30, 36, 44, 45, 47, 50, 56, 57, 71, 75), дуба (36), вяза (65, 66), липы (62), ивы (31, 50, 73), березы (50), каштана конского (36), клена американского (17); на пне (50); на железобетонном фундаменте (35).

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. На коре липы (2, 6, 15, 36, 49, 56, 61, 62, 64, 71, 74), дуба (36), ясеня (24, 64), клена платановидного (41, 49), клена американского (68), тополя (3, 14, 25, 36, 37, 46—50, 56—58, 63, 64, 75), вяза (39, 49, 56, 59, 60, 62, 64, 65, 74), ивы (3, 4, 16, 38, 60, 68, 73), боярышника (3, 50), каштана конского (49), березы (61), сирени (36); на пне (50).

Полная естественная территориальная совокупность видов растений любого экологически и флористически своеобразного подразделения ландшафта (к которым можно отнести и городские парки) является парциальной флорой (Юрцев, Камелин, 1991 : 27). Наиболее представлены в парциальной лихенофлоре современных парков Петербурга роды *Lecanora* (7 видов), *Physcia* (4), *Cladonia* (4).

По морфологическому строению большинство найденных видов — накипные (18 видов, или 45.0 % от общего числа видов) и листоватые (17, или 42.5 %), значительно меньше кустистых (5, или 12.5 %), что вполне типично для городской флоры. Среди морфологических отклонений можно отметить диспигментацию слоевищ *Hypogymnia physodes* (сады Смольного), изменение типичной окраски *Parmelia sulcata* (сад «Василеостровец»), бугорчатость слоевищ *Physcia stellaris* (сквер у ст. м. «Звездная»), а также мелкие размеры слоевищ лишайников, произрастающих в загрязненных местах.

Наиболее часто в парках встречаются нитрофильные виды: *Lecanora hagenii*, *Physcia dubia*, *P. tenella*, *P. stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa*, а также *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*. По одному разу встречено 7 видов (17.5 % от общего числа видов), причем все они найдены в крупных парках или рядом с ними. Интересны находки видов *Graphis scripta* (Южно-Приморский парк), *Bryoria implexa* (парки им. 50-летия Октября, «Сосновая поляна»), *Cetraria chlorophylla* (парк «Сосновка»), более характерных для лесов.

Наибольшее число видов лишайников обнаружено в парках, расположенных на окраине города или созданных на базе лесопарков (парк «Сосновая поляна» — 25 видов; Южно-Приморский парк, Приморский парк Победы — по 18; Пионерский парк — 16; Новоорловский парк — 13 видов).

Бóльшая часть лишайников обитает на коре деревьев (34 вида, или 92.5 % от общего числа видов). На гниющей древесине (пни) найдено 8 видов (20 %), на железобетонных конструкциях — 7 видов (17.5 %), на гранитном поребрике — 3 вида (7.5 %). Отсутствие типично эпигейных лишайников, обитающих на почве, по-видимому, объясняется сильным влиянием такого фактора, как вытаптывание, или же развитием травянистого покрова. Поэтому виды *Cladonia* сохраняются лишь у основания деревьев.

Было выяснено, что число видов лишайников в современных парках и садах не зависит от возраста последних (коэффициент корреляции рангов Спирмена $r = -0.140$ при $t = 0.227$) и состояния зеленых насаждений ($r = 0.053$ при $t = 0.246$), но зависит от площади, занимаемой парком ($r = 0.573$ при $t = 0.227$), и зоны загрязнения атмосферного воздуха ($r = 0.580$ при $t = 0.227$).

При проведении сравнительного систематического анализа парциальной лихенофлоры современных парков с лихенофлорами исторических парков (городских и

загородных) (Малышева, 1994, 1997), а также исторических некрополей (Малышева, 1995) выяснились следующие особенности: 1) обеднение видового состава лишайников современных городских парков (40 видов) по сравнению с историческими загородными (132 вида) и городскими (69) парками; 2) примерно одинаковое число лишайников с некрополями (38); 3) показатель систематического многообразия (среднее число видов в роде), равный для современных парков 1.8, меньше такового для исторических загородных (2.4) и городских (2.0) парков и несколько больше, чем для некрополей (1.7); 4) изменения в структуре ведущих родов — уменьшение роли родов *Melanelia*, *Physconia*, но увеличение роли *Cetraria* по сравнению с городскими историческими парками, отсутствие *Ramalina*, *Peltigera*, *Evernia* в отличие от загородных исторических парков, уменьшение роли *Hypogymnia*, *Verrucaria* в сравнении с некрополями; 5) значительное отличие видового состава лишайников современных городских садов и парков от загородных исторических парков (коэффициент сходства Съеренсена—Чекановского K = 43.0) и большая близость с городскими историческими парками (K = 73.6) и некрополями (K = 74.4). Общей чертой является ведущая роль родов *Lecanora*, *Cladonia*, *Physcia*.

Таким образом, видовой состав лишайников современных садов и парков отличается от загородных парков; близок к историческим городским паркам и некрополям, несколько отличаясь по систематической структуре; не зависит от возраста парков и состояния зеленых насаждений, но зависит от площади парков и степени атмосферного загрязнения.

Автор выражает глубокую признательность начальнику отдела Управления садово-паркового хозяйства Департамента по благоустройству и дорожному строительству Г. Е. Земсковой за уточнение площадей и времени создания современных парков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архитектурная композиция садов и парков. М., 1980. 254 с.

Боговая И. О. Скверы-музеи // Зеленое строительство. Сб. работ. Л., 1963. С. 31—34.

Боговая И. О., Фурсова Л. М. Ландшафтное искусство. М., 1988. 223 с.

Гладкий Н. П. Управление садово-паркового хозяйства и зеленого строительства Ленгорисполкома за 25 лет (1944—1969 гг.) // Зеленое строительство. Сб. работ. Л., 1972. С. 3—9.

Жирнов А. Д. Искусство паркостроения. Львов, 1977. 208 с.

Залесская Л. С., Микулина Е. М. Ландшафтная архитектура. Л., 1979. 240 с.

Иванова О. А. Ленинград. Новые сады и парки. Л., 1958. 17 с.

Иванова О. А. Современные принципы озеленения городов. М., 1960а. 30 с. (Матер. VI сессии Академии строительства и архитектуры СССР).

Иванова О. А. Сады и парки Ленинграда. Л., 1960б. 56 с.

Кохно Б. И. Садово-парковое искусство. Л., 1980. 36 с.

Кохно Б. И. Советское ландшафтное искусство. 1917—1985 гг. Л., 1987. 73 с.

Кохно Б. И. О стиле советской ландшафтной архитектуры // Строительство и архитектура (Киев). 1989. № 9 (424). С. 2—4.

Красиков Н. Я. Садово-парковое строительство // Зеленое строительство. Сб. работ. Л., 1972. С. 26—34.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.

Малышева Н. В. Лишайники исторических парков окрестностей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 29—35.

Малышева Н. В. Лишайники исторических некрополей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 74—78.

Малышева Н. В. Лишайники исторических садов и парков Санкт-Петербурга (основанных в XVIII—начале XX века) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 56—67.

Романов В. Е. Зеленый наряд Ленинграда и перспективы его развития // Зеленое строительство. Сб. работ. Л., 1965. С. 3—10.

Романов В. Е. Управление садово-паркового хозяйства и зеленого строительства Ленгорисполкома, его организационная структура и задачи на пятилетие (1966—1970 гг.) // Зеленое строительство. Л., 1967. С. 3—9.

Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград. Энциклопедический справочник. М., 1992. 687 с.

Тюльпанов Н. М. Пригородные леса и лесопарки // Природа Ленинграда и его окрестностей. Л., 1964. С. 73—93.

Ходаков Ю. И. Зеленый наряд города. Л., 1986. 144 с.

Хромов Ю. Б. Благоустройство и озеленение жилых районов. М., 1973а. 56 с.

Хромов Ю. Б. Новое в благоустройстве Ленинграда. Л., 1973б. 128 с.

Хромов Ю. Б. Планировка и оборудование садов и парков. Л., 1974. 160 с.

Хромов Ю. Б. Планировочная организация зон отдыха в городах и групповых системах расселения. Л., 1976. 303 с.

Шафран В. И. Садово-парковое хозяйство Ленинграда. Л., 1975. 135 с.

Экологический атлас Санкт-Петербурга. СПб., 1992. 11 листов.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

Santesson R. Lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 V 1995

SUMMARY

The lichens of 75 modern gardens and parks were studied. 40 lichen species were found, mainly crustose and foliose species. The distribution of lichens, in relation to substrates, air pollution and tree state is discussed. The characteristic features of lichens in modern gardens and the comparison with those in the historical parks and cemeteries of St. Petersburg are given.

УДК 582.998 : 581.331.2

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 8

© Е. М. Аветисян

К ПАЛИНОСИСТЕМАТИКЕ РОДА *CHRYSOPAPPUS* (*ASTERACEAE*)

E. M. AVETISYAN. ON THE PALYNOSYSTEMATICS OF THE GENUS *CHRYSOPAPPUS* (*ASTERACEAE*)

Приведены результаты палиноморфологического исследования родов *Chrysopappus* и *Tomanthea* на уровне светового и сканирующего электронного микроскопов. Отличительной особенностью пыльцевых зерен *Chrysopappus stapfianus* является наличие дополнительной внутренней борозды, не встречающейся у видов рода *Tomanthea*. Наряду с макроморфологическими данными, это свидетельствует в пользу выделения самостоятельного рода *Chrysopappus*.

Монотипный род *Chrysopappus* Takht. является одним из спорных таксонов трибы *Centaureinae*. В 1937(1938) г. А. Л. Тахтаджян из сборного рода *Phaeopappus* Boiss. выделил *Phaeopappus stapfianus* Hand.-Mazz. в монотипный род *Chrysopappus* Takht. Впоследствии *Chrysopappus stapfianus* был отнесен G. Wagenitz (1963) к роду *Centaurea* L. и включен в секцию *Phaeopappus* (DC.) O. Hoffm. вместе с типичными видами рода *Tomanthea* DC. Родовой статус *Chrysopappus* был восстановлен спустя более чем 4 десятилетия. В статье Э. Ц. Габриэлян и М. В. Агабабян (1990) «О забытом роде *Chrysopappus*...» на основании детального морфологического анализа головок, цветков и семянок выделен (в дополнение к признакам, отмеченным автором рода) ряд новых, весьма важных признаков, свидетельствующих о правильности признания самостоятельности рода *Chrysopappus*.

Спорность систематического положения рода *Chrysopappus* и стала причиной нашего палиноморфологического исследования.

Материал и методика

Материалом для работы послужили образцы пыльцы, собранные в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Института ботаники Национальной АН Республики Армении (ERE). Пыльцу исследовали с помощью светового микроскопа (СМ) МБИ-3 и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-35. Обработку пыльцы проводили путем спиртовой фиксации с применением основного фуксина и упрощенным ацетолизным методом (Аветисян, 1950). Для СЭМ пыльцу обрабатывали методом вакуумного напыления золотом. Для исследования пыльцы рода *Chrysopappus* использовали также метод скола.

Результаты и обсуждение

В своей фундаментальной работе, посвященной систематике рода *Centaurea*, Wagenitz (1954), рассматривая роды *Chrysopappus* и *Tomanthea* в составе рода *Phaeopappus* (sect. *Euphaeopappus* Boiss.), включил пыльцу этих 2 видов в палиноморфологический тип Jacea — самый обширный среди 8 типов, установленных им для пыльцы рода *Centaurea* s. l. Согласно этим данным, пыльцевые зерна типа Jacea характеризуются как Tricolporate (в данном случае — 3-бороздно-оровые). В качестве варьирующих признаков внутри типа Jacea указаны размеры пыльцевых зерен и скульптура общей поверхности (шероховатая, мелко- и крупношиповатая) при постоянстве строения их апертур. Отметим, что в классификации типов пыльцы рода *Centaurea* решающее значение Wagenitz придает строению стенки пыльцы и скульптуре экзины. Упомянутые 2 признака и явились отправным моментом в приведенной им схеме направлений эволюции типов пыльцы в роде *Centaurea* s. l. При этом тип Jacea завершает основную линию, ведущую к редукции внутреннего столбчатого слоя эктэкзины и уменьшению размеров шипов.

Детальное исследование пыльцевых зерен вида *Chrysopappus stapfianus* на уровне СМ и СЭМ позволило выявить специфичность строения их апертур, нехарактерную для пыльцы рода *Tomanthea.*

Далее приводим морфологическую характеристику пыльцы рода *Chrysopappus*, а также ряда видов рода *Tomanthea.*

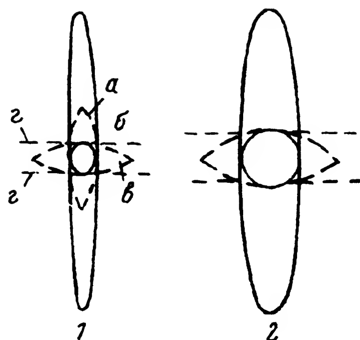
Род *Chrysopappus* Takht.

(см. рисунок, *1*; см. таблицу-вклейку, *1—4*)

Пыльцевые зерна 3-бороздно-порово-оровые, более или менее эллипсоидальные, с полюса почти округлые, полярная ось 34.0—36.5 мкм, экваториальный диаметр 27.5—29.5 мкм. Борозды узкие, длинные, к концам слегка суженные, со значительно более короткой бороздой внутри (см. таблицу-вклейку, *3*, *а*), диаметр апокольпиума 4.5 мкм, ширина мезокольпиума 13.0 мкм. Поры почти округлые (4.0—4.5 мкм в диам.), слабо окаймленные; оры небольшие (15.5 мкм), остроконечные; мембрана борозд тонкозернистая, скульптура поверхности густо мелкобугорчатая, между бугорками ямчатая, бугорки около 0.8 мкм выс., широкопирамидальные; эктэкзина 1.0 мкм, нижний слой состоит из более толстых, редко расположенных, на одном уровне дихотомически разветвленных столбиков, верхний — из более тонких и густо расположенных столбиков (см. таблицу-вклейку, *4*, *б*). Эндэкзина 0.4 мкм, утолщается по 2 сторонам экватора (costa),[1] образуя между утолщениями светлое опоясывающее кольцо (см. рисунок, *1*, *г*). Между эктэкзиной и эндэкзиной имеется узкая полость (см. таблицу-вклейку, *4*, *в*).

---

[1] По данным Wagenitz (1954), подобные образования характерны для 4 из 8 типов пыльцы рода *Centaurea.*



Типы апертур пыльцевых зерен родов *Chrysopappus* (*1*) и *Tomanthea* (*2*).
а — внутренняя борозда, *б* — пора, *в* — ора, *г* — утолщения эндэкзины.

Исследованный образец.

C. stapfianus (Hand.-Mazz.) Takht., Kurdistan, Mardin, in declivibus saxosis, 13 VII 1988, Sintenis, N 1295 (изолектотип — LE).

Род *Tomanthea* DC.

(см. рисунок, *2*; см. таблицу-вклейку, *5*, *6*)

Пыльцевые зерна 3-бороздно-порово-оровые, узко- (*T. carthamoides*) или широкоэллипсоидальные, с полюсов округлые или слабо 3-лопастно-округлые (*T. carthamoides*), полярная ось 39.0—54.0 мкм, экваториальный диаметр 35.0—53.0 мкм. Борозды широкие, длинные, к концам закругленные, поры почти округлые (8.0—9.0 мкм в диам.), очень тонкоободковые, оры 18.0 мкм, к концам заостренные, мембрана борозд и пор тонкозернистая. Скульптура поверхности бугорчатая, между бугорками ямчатая; бугорки мелкие (около 1.0 мкм выс.), густо расположенные, туповатые (*T. daralaghezica*, *T. aucherii*) или более крупные (1.2—1.5 мкм выс.), редко расположенные, широкопирамидальные (*T. spectabilis*, *T. daralaghezica*). Эктэкзина 1.2—1.4 мкм, нижний столбчатый слой из дихотомически разветвленных на одном уровне столбиков, верхний — из тонко заштрихованных столбиков. Полость между эктэкзиной и эндэкзиной четко выражена.

Исследованные образцы.

T. aucherii DC., Армения, Азизбековский р-н, с. Мартирос, № 134339 (ERE); *T. daralaghezica* (Fom.) Takht., Армения, Араратский р-н, Урцский хр., № 141450 (ERE); *T. spectabilis* (Fisch. et C. A. Mey.) Takht., Армения, Аштаракский р-н, отроги г. Арагац, 1800 м над ур. м., № 141505 (ERE); *T. carthamiodes* (DC.) Takht., Армения, Араратский р-н, Урцский хр., № 130738 (ERE).

Как следует из приведенных описаний, пыльцевые зерна родов *Chrysopappus* и *Tomanthea* сходны по ряду признаков (общая форма, скульптура, структура стенки), но в то же время различаются по наиболее важному признаку — строению апертур. В отличие от апертур пыльцевых зерен видов рода *Tomanthea*, состоящих из 3 элементов (борозды, поры и оры), в апертурах пыльцы *Chrysopappus stapfianus* комбинируются 4 элемента вследствие наличия внутри основной борозды 2-й борозды, более короткой (см. рисунок, *1*, *а*).

Присутствие 2-й (внутренней) борозды у пыльцевых зерен *Asteraceae* было впервые замечено нами у рода *Grossheimia* (Аветисян, 1964) (см. рисунок, *2*, *б*), а позднее у родов *Nardosmia*, *Senecio*, *Cacalia*, *Ligularia* (Белкина, 1975). К. В. Белкина обозначила внутреннюю борозду термином «инфракольпа».

Выводы

Значительные различия в строении апертур — важнейшего диагностического признака пыльцевых зерен — между родами *Chrysopappus* и *Tomanthea* еще раз подтверждают правильность выделения *Chrysopappus stapfianus* в самостоятельный род.

Кроме того, полученные нами данные позволяют говорить о полиморфности палиноморфологического типа Jacea не только по признакам, указанным Wagenitz (общая форма пыльцевых зерен, длина шипов), но и по строению апертур.

Наличие внутренней борозды в апертурах пыльцевых зерен некоторых родов семейства *Asteraceae* можно рассматривать как еще одно проявление дальнейшей дифференциации апертурных частей (как и усложнения структуры стенки пыльцы (Stix, 1960; Куприянова, Алешина, 1972; Skvarla et al., 1977)), характерное именно для представителей данного высокоразвитого семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 4. С. 385—387.

Аветисян Е. М. К палиносистематике некоторых родов трибы *Centaureinae* семейства *Asteraceae* // Тр. Бот. ин-та. АН АрмССР. 1964. Т. 14. С. 31—41.

Белкина К. В. Строение апертур пыльцевых зерен некоторых видов сем. *Asteraceae* флоры Якутии // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 4. С. 514—516.

Габриэлян Э. Ц., Агабабян М. В. О забытом роде *Chrysopappus* (*Asteraceae*) из Малой Азии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 990—994.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Asteraceae // Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. С. 45—58.

Тахтаджян А. Л. Chrysopappus — новый род сем. *Compositae* // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. 1937 (1938). Т. 7. Вып. 12. С. 274—276.

Skvarla J. J., Turner B. I. et al. Pollen morphology in the *Compositae* and in morphologically related families // Heywood V. H., Harborn I. B. The biology and chemistry of the *Compositae*. 1977. Ch. 8. 262 p.

Stix E. Pollen morphologische Untersuchungen an *Compositae* // Grana palynol. 1960. Vol. 2. P. 41—114.

Wagenitz G. Pollenmorphologie und Systematic in der Gattung *Centaurea* L. s. l. // Flora. 1954. Bd 142. S. 214—279.

Wagenitz G. Die Engliederung der «*Phaeopappus*» Arten // Bot. Jahrb. 1963. Bd 82. S. 137—211.

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 29 VII 1994

SUMMARY

Pollen morphology of *Chrysopappus stapfianus* as compared with that of the species of *Tomanthea* studied using LM and SEM. The specific feature of the pollen grain structure in *Chrysopappus stapfianus* is the presence of the additional inner colpus. This fact together with the macromorphological features, confirms the validity of the genus *Chrysopappus*.

УДК 581.331.2 : 575.224.4 : 582.542.1 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 8

© Т. С. Николаевская

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ В ОТДАЛЕННЫХ ПОТОМСТВАХ МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

T. S. NIKOLAEVSKAJA. MORPHOLOGICAL FEATURES OF STERILE POLLEN IN THE DISTANT PROGENIES OF MUTANT PLANTS *FESTUCA PRATENSIS* (*POACEAE*)

Изучены морфологические особенности фертильных и стерильных пыльцевых зерен у растений овсяницы луговой с целью использования теста «стерильная пыльца» для характеристики индуцированного мутагенеза в панмиктических популяциях. Показаны пределы колебания уровней фертильности и величины пыльцевых зерен у растений мутантных и нативных линий. Аномальная пыльца имела различные по выраженности и времени появления дефекты цитоплазмы, подразделяемые соответственно на 4 группы. Выяснено, что повреждения генетического аппарата при мутагенной обработке семян имеют место и в отдаленных потомствах, в то же время частотные оценки стерильной пыльцы отчетливо дифференцируют мутантные линии как при нормальных, так и крайних вариантах почвенного питания.

Фертильность мужского гаметофита, как известно, в равной мере зависит и от генотипа растений, и от различных внешних и внутренних условий. Среди естественных факторов, вызывающих дефекты пыльцевых зерен, отмечаются регулярные формы апомиксиса, нарушения в половом процессе, гибридизация и полиплоидия (Литвиненко, 1968; Попова, 1971; Hayashi et al., 1980; Куприянов, 1983; Орлова, 1994). Так, изучение пыльцевой стерильности в потомстве гибридов F_1 люцерны показало, что на ее формирование большое влияние оказывает качество цитоплазмы (Šinska, 1979). Особенности развития в пыльнике клеток тапетума, аномалии в отложении каллозы, как правило, также вызывают появление дефектной пыльцы (Gupta, Kaman, 1973; Tokumasu, 1976; Chauhan, 1977; Эфендиева, 1979; Огородникова, 1980; Палілава, Арлоу, 1980). Среди факторов, регулирующих уровень фертильности пыльцы, находятся и мутагенные агенты, в частности, рентгеновское (Афанасьева, 1941) и гамма-облучение (Мехтиева, Тагиева, 1979; Макаров, 1984). Причем, в последнем случае падение уровня фертильности пыльцы (у видов *Linum* и *Solanum*) имеет дозовую зависимость (Ghouse, Reshma, 1979; Raisuddin, Siddiqui, 1981). То же относится и к химическим мутагенам (Georgiew, 1981). Чувствительность пыльцевых зерен к различного рода воздействиям позволяет использовать их в качестве тест-системы при выявлении мутагенного загрязнения окружающей среды (Freeling, 1981; Nilan et al., 1981; Бессонова и др., 1993). Критерий «фертильности пыльцы» может дополняться такими генетическими характеристиками, как орнаментация, вид, форма, внутривидовая несовместимость, состояние белков и крахмала, жизнеспособность и стерильность пыльцевых зерен.

Задачи данной работы — изучение различных морфологических особенностей фертильных и стерильных пыльцевых зерен у растений овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. и возможность использования теста «стерильная пыльца» для характерной идентификации мутантных потомств в отдаленных по времени и генерациям поколениях.

Материал и методы

Растения третьего (M_3) поколения мутантных потомств овсяницы луговой получены после обработки семян химическими (этиленимин (ЭИ), этилметансульфонат (ЭМС), азид натрия (NaN_3)) мутагенами по отдельности и в комбинации с γ-облучением. 7 мутантных линий и 1 нативную репродуцировали в течение 3 поколений (12 лет) при различных уровнях почвенного питания: высоком ($N_{120}P_{120}K_{120}$), умеренном ($N_{60}P_{60}K_{60}$) и недостаточном (без удобрений). В течение всего периода вели контроль уровня жизнеспособности пыльцы (Николаевская, Олимпиенко, 1980;

Николаевская, 1988). Фертильность пыльцевых зерен изучали на фиксированном в FAA материале, окрашенном в ацетокармине (Паушева, 1974). К разряду фертильных относили пыльцевые зерна, содержащие зернистую, окрашенную в темно-розовый цвет цитоплазму, вегетативное ядро и 2 генеративные клетки густого карминно-красного цвета (см. таблицу-вклейку). Стерильной считали всю остальную пыльцу (с неокрашенной цитоплазмой, с видимыми повреждениями, окрашенную неравномерно, не прошедшую все стадии микроспорогенеза). Общее число фертильных и стерильных зерен в 50 полях зрения микроскопа при увеличении ×100 составляло около 2 тыс., что является вполне репрезентативной выборкой для данных исследований (Потапов, Султанов, 1973; Зайцев, 1990).

Результаты и обсуждение

Как показали исследования, уровень фертильности пыльцы у овсяницы луговой в третьем мутантном поколении невысок. С наибольшим количеством стерильной пыльцы оказались растения ЭМС- и ЭИ-потомств, выращенные при высоком уровне почвенного питания, γ+ЭМС-линий — при умеренном питании, контрольной популяции — при недостаточном (табл. 1). Более того, мутантные и нативные популяции различались величиной фертильности пыльцы при всех почвенных условиях. Так, на высоком фоне почвенного питания большинство мутантных популяций (за исключением обработанной ранее азидом натрия) были близки к контролю, а на умеренном — почти все мутантные линии (кроме γ+ЭМС- и NaN_3-линий) достоверно превысили уровень контроля. В условиях же дефицита питания пыльца контрольных растений оказывалась более стерильной, чем у экспериментальных вариантов с мутагенным влиянием, из чего следует, что при повышении физиологической нагрузки (давление отбора) качество пыльцы улучшилось. Это, вероятно, связано с повышающимся у мутантных потомств уровнем элиминации материнских клеток пыльцы с той или иной степенью повреждения в процессе микроспорогенеза. Однако количество стерильной пыльцы тем не менее оказалось довольно значительным (до 30—42 %) во всех мутантных линиях.

Размеры стерильной пыльцы, как и у растений более ранних генераций, были заметно меньшими по сравнению со среднепопуляционной их величиной (Олимпиенко и др., 1995), а сами мутантные популяции с высокой долей вероятности отличались по этому признаку от контроля при всех уровнях почвенного питания (табл. 1).

Характер аномальной пыльцы морфологически довольно разнообразен (см. таблицу-вклейку). Часть ее представлена пыльцевыми зернами с полностью отсутствующим содержимым, но сохранившимися оболочками, иногда сильно смятыми (I группа). Эта пыльца полностью стерильна. Поскольку содержимое ее облитерировано к моменту созревания основной массы пыльцы, повреждения в ней, по всей видимости, произошли уже в ранние фазы микроспорогенеза и явились следствием дефектов мейоза, хромосомных перестроек, наличия рецессивных генов и прочих причин генетического порядка (Орел, 1972). У другой части пыльцы (зерна с неокрашенной в ацетокармине цитоплазмой (II группа) и с комковатой цитоплазмой (III группа)) повреждения выявились позже, скорее всего, в период после образования 1-ядерных микроспор и первого митотического деления ядра вегетативной клетки. Судя по литературным данным, эти нарушения связаны более с физиологическими, чем генетическими факторами стерильности (аномалии в развитии тапетума, образование пыльцы не пристенно, а в центральной части пыльника, и др.) (Поддубная-Арнольди, 1976). В IV группу объединены пыльцевые зерна, представляющие собой 1-ядерные микроспоры, еще не приступившие к делению вегетативного ядра. Содержимое их находится в состоянии разной степени разрушения, но встречаются и вполне здоровые пыльцевые зерна с большой вакуолью в центре и пристенным расположением цитоплазмы. Обнаружение в исследуемых образцах такой пыльцы свидетельствует об асинхронности процессов микроспорогенеза в соцветиях овсяницы луговой, что

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пыльцы у мутантных потомств (М3) овсяницы луговой при различных уровнях почвенного плодородия

Потомства	Уровни почвенного плодородия		
	высокий	умеренный	недостаточный
Фертильность пыльцы, %			
γ + ЭМС	74.43 ± 0.90*	57.41 ± 1.01***	70.23 ± 0.95***
ЭМС	67.95 ± 1.04*	84.11 ± 0.78***	69.98 ± 0.94***
γ + ЭИ	69.94 ± 0.90	72.93 ± 0.93***	69.35 ± 0.98***
ЭИ	68.31 ± 0.96*	71.92 ± 0.93***	75.17 ± 0.94***
γ + NaN_3	69.56 ± 0.94	77.62 ± 0.87***	77.40 ± 0.89***
NaN_3	83.89 ± 0.77***	59.67 ± 1.06***	73.53 ± 0.92***
γ-Облучение	72.45 ± 0.90	71.51 ± 0.95***	75.44 ± 0.91***
Контроль	71.24 ± 0.93	66.08 ± 1.00	64.58 ± 1.04
Размеры стерильной пыльцы, мкм			
γ + ЭМС	27.72 ± 0.72***	27.68 ± 0.47***	27.12 ± 0.47***
ЭМС	28.09 ± 0.54***	27.80 ± 0.41***	27.46 ± 0.49**
γ + ЭИ	28.20 ± 0.55***	27.80 ± 0.40***	27.18 ± 0.48***
ЭИ	27.57 ± 0.55***	27.74 ± 0.47***	27.63 ± 0.38
γ + NaN_3	27.63 ± 0.50***	27.64 ± 0.44***	28.30 ± 0.45***
NaN_3	27.51 ± 0.42***	26.37 ± 0.41	27.17 ± 0.52***
γ-Облучение	27.05 ± 0.44	25.92 ± 0.41***	26.66 ± 0.37***
Контроль	28.48 ± 0.47	26.36 ± 0.44	27.66 ± 0.48

Примечание. Здесь и в табл. 2 различия между контрольной и мутантными популяциями достоверны при: * $p > 0.5$; ** $p > 0.01$; *** $p > 0.001$.

вообще характерно для злаков (Орел, 1972; Воробьева, Мелентьева, 1980). Включение 1-ядерных пыльцевых зерен в группу «стерильных» является условным, поскольку в момент взятия образцов они не смогли бы участвовать в процессе оплодотворения. Необходимо отметить, что сходные морфологические особенности стерильной пыльцы отмечены во многих исследованиях по развитию мужского гаметофита отдельных видов и межвидовых гибридов злаков и подробно обсуждены в ряде монографических работ (Поддубная-Арнольди, 1976; Банникова, Хведынич, 1982; Батыгина, 1987).

Частота появления различных морфологических дефектов пыльцы у растений мутантных популяций овсяницы луговой представлена в табл. 2. Чаще всего встречаются повреждения, отнесенные нами к I группе (17—49 %) и III группе (22—55 %), реже — пыльца с комковатой цитоплазмой (7—34 %) и 1-ядерные микроспоры (5—17 %).

По количеству стерильной пыльцы в каждой из выделенных нами структурных групп мутантные линии достоверно отличаются от контроля и между собой. Как и при анализе уровня фертильности, можно четко идентифицировать действие мутагенов различного типа. Так, у популяций, сформировавшихся под влиянием химических мутагенов (ЭМС, ЭИ, NaN_3), преобладают дефекты пыльцы, проявляющиеся на ранних фазах мейоза, — пыльцевые зерна с пустой оболочкой. У других, сложившихся после комбинированного пользования γ-облучения с химическим мутагеном, наоборот, чаще встречается пыльца, повреждения которой обнаруживаются на более поздних стадиях микроспорогенеза, а именно пыльцевые зерна с комковатой цитоплазмой. Очевиднее всего эта закономерность просматривается при среднем и высоком уровнях почвенного плодородия. На недостаточном почвенном фоне различия по частоте этих 2 дефектов пыльцы не столь однозначны и сохраняются в том же виде лишь для γ + ЭМС- и ЭМС-линий. Растения этих потомств оказываются

ТАБЛИЦА 2

Частота появления стерильной пыльцы у мутантных потомств (M_3) овсяницы луговой при различных уровнях почвенного плодородия

Потомства	Структурные группы стерильной пыльцы			
	отсутствие содержимого I	неокрашенная цитоплазма II	комковатая цитоплазма III	1-ядерная микроспора IV
Высокий уровень почвенного питания				
γ + ЭМС	31.00***	8.20***	55.20***	5.60***
ЭМС	35.49**	7.63***	50.85***	6.03***
γ + ЭИ	45.20*	6.71***	42.65***	5.44***
ЭИ	38.28	18.94	37.73***	5.05***
γ + NaN_3	23.04***	19.35	49.64***	7.97**
NaN_3	49.99***	9.08***	34.88**	6.05**
γ-Облучение	39.38	15.53	36.92**	8.17
Контроль	41.32	18.09	29.11	11.48
Умеренный уровень почвенного питания				
γ + ЭМС	28.36***	24.51*	38.33	8.80***
ЭМС	39.78	28.69***	25.85***	5.68
γ + ЭИ	30.89***	15.62	48.77***	4.72
ЭИ	44.85	14.44	36.56	4.15
γ + NaN_3	24.26***	17.23	46.57***	11.94***
NaN_3	30.54***	18.79	41.70**	8.97***
γ-Облучение	38.10	19.56	33.26	9.08***
Контроль	41.98	18.15	36.29	3.58
Недостаточный уровень почвенного питания				
γ + ЭМС	22.83	33.24	36.46	7.47
ЭМС	34.97***	19.58**	35.24*	10.21*
γ + ЭИ	30.66*	19.25**	44.29	5.77
ЭИ	17.05*	18.19***	32.95***	31.81***
γ + NaN_3	28.14	34.22*	30.56***	7.08
NaN_3	26.98	24.34	30.79***	17.89***
γ-Облучение	40.18***	32.62	22.15***	5.05
Контроль	23.69	28.24	41.94	6.13

более устойчивыми к повреждениям в отличие от популяций, обработанных ранее азидом натрия ($\gamma + NaN_3$) и этиленимином (ЭИ), поскольку последние, как и при рассмотрении уровней варьирования фертильности пыльцы, обнаруживают реакцию, не совпадающую с другими популяциями. Таким образом, полученные результаты согласуются с данными по фертильности пыльцы, так как в основе представленных материалов лежит общая феноменология, которая заключается в элиминации поврежденных материнских клеток пыльцы при физиологической нагрузке.

Помимо этого, данные позволяют судить и о том, что в отдаленных поколениях экспериментальных линий (M_3) овсяницы луговой морфологический состав и качество пыльцы в значительной степени зависят от специфического действия мутагенов, регулируемого почвенными условиями. Это четко регистрируется также и по частоте признака «1-ядерные микроспоры» при крайних уровнях почвенного питания: в случае его избытка количество 1-ядерной пыльцы в мутантных популяциях значительно ниже, чем в контрольной (5—8 % и 11 % соответственно), а при его недостатке частота признака у потомств, сформировавшихся под влиянием чистых химических мутагенов, значительно выше, чем у растений, испытавших воздействие

комбинированных мутагенов (табл. 2). Это аналогично тому, что наблюдалось при изменении признаков I и II. Представляется, что под влиянием мутагенов, особенно с участием γ-облучения, возможно, снижается и уровень асинхронности процесса формирования пыльцы.

Выводы

У растений мутантных линий овсяницы луговой обнаруживается значительное количество стерильной пыльцы, которое по морфологическому составу и внешнему проявлению дефектов подразделено нами на 4 структурные группы: I — пыльца с отсутствием содержимого, II — с неокрашенной цитоплазмой, III — с комковатой цитоплазмой, IV — 1-ядерные микроспоры с разной степенью разрушения. Повреждения генетического аппарата в семенах овсяницы луговой при воздействии мутагенов сохранились и в отдаленных поколениях мутантных растений, отразившись на уровне и характере морфологических дефектов пыльцы. Неодинаковое состояние мужского гаметофита в экспериментальных популяциях связано с различной способностью растений противостоять физиологической нагрузке, индуцированной как мутагенами, так и колебаниями уровня почвенного питания, и, как следствие, с разной степенью элиминации дефектных материнских клеток пыльцы. Серия изученных в данном опыте морфологических характеристик стерильной пыльцы дает надежные и наглядные результаты, которые можно использовать для идентификации мутантных растений овсяницы луговой в процессе индуцированного мутагенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьева А. С. Сравнительные исследования микроспорогенеза пшеницы (нормальной и рентгенизированной) // Изв. АН СССР. 1941. Сер. биол. № 2. С. 224—243.

Банникова В. П., Хведынич О. А. Основы эмбриологии растений. Киев, 1982. 164 с.

Батыгина Т. Б. Хлебное зерно. Атлас. Л., 1987. 103 с.

Бессонова В. П., Лыженко И. И., Козюкина К. Т. Использование пыльцы в региональном мониторинге мутагенности среды. Деп. в УкрИНТЭИ. 625—Ук93. Днепропетровск, 1993. 11 с.

Воробьева Е. А., Мелентьева В. В. Цитогенетические эффекты массового отбора у овсяницы луговой // Селекционно-генетические исследования многолетних трав. Петрозаводск, 1980. С. 33—43.

Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов. М., 1990. 295 с.

Куприянов П. Г. Сравнительная роль факторов, вызывающих появление дефектных пыльцевых зерен у растений в природе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1983. Вып. 5. С. 3—33.

Литвиненко С. П. Нарушения в развитии мужского гаметофита у костра безостого *Bromus inermis* Leyss. // Цитология и генетика. 1968. Т. 2. № 4. С. 376—378.

Макаров К. А. Использование физического мутагенеза при создании исходного материала ежи сборной // Науч. основы селекции злаковых однолетних и многолетних трав. Алма-Ата, 1984. С. 81—89.

Мехтиева Т. Д., Тагиева Л. А. Изучение размеров пыльцевых зерен мутантных форм земляники // Ген. и сел. в Азербайджане. 1979. Вып. 3. С. 137—139.

Николаевская Т. С. Изменчивость морфо-физиологических параметров пыльцы под влиянием физических и химических мутагенов // Индуцированный мутагенез и принципы мутационной селекции многолетних злаковых трав. Петрозаводск, 1988. С. 65—88.

Николаевская Т. С., Олимпиенко Г. С. Изменчивость морфологических признаков соцветий овсяницы луговой // Селекционно-генетические исследования многолетних трав. Петрозаводск, 1980. С. 43—56.

Огородникова В. Ф. Структурно-функциональные особенности клеток тапетума пыльников *Triticum aestivum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1980. Т. 67. Вып. 3. С. 150—157.

Олимпиенко Г. С., Лебедева О. Н., Павлова Н. А. и др. Функциональные особенности растительных популяций при индуцированном мутагенезе. Петрозаводск, 1995. 110 с.

Орел Л. И. Цитология мужской цитоплазматической стерильности кукурузы и других культурных растений. Л., 1972. 84 с.

Орлова И. Н. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия и частичная нестабильность отдаленных гибридов злаков // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1423—1431.

Палілава А. М., Арлоу П. А. Цыталагічнае вывучэнне тапетуму стэрыльных і фертыльных раслін пшаніцы // Весці АН БССР. 1980. Сер. біял. наук. № 6. С. 62—66.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.

Попова И. С. Морфологические типы пыльцевых зерен у тетраплоидных форм озимой ржи // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1971. Вып. 3. С. 62—66.

Потапов С. П., Султанов Р. И. Методика подсчета жизнеспособности пыльцы // Изв. ТСХА. 1973. Вып. 1. С. 216—217.

Эфендиева К. Г. Ультраструктура тапетальных клеток пыльников мутанта ячменя с генной мужской стерильностью // Бюл. ВНИИ растениевод. 1979. № 93. С. 27—28.

Chauhan S. V. S. Dual role of the tapetum // Curr. Sci. (India). 1977. Vol. 46. N 19. S. 674—675.

Freeling M. Toward monitoring specific DNA lesions in the gene byusing systems // Environ. Health Perspect. 1981. Vol. 37. P. 13—17.

Georgiew S. A. Male sterile mutants indused in *T. aestivum* after EMS treatment // Докл. Болг. АН. 1981. Т. 35. N 2. С. 241—244.

Ghouse A. K., Reshma K. A note on pollen in *Linum usitatissimum* as affected by gamma-rays // Indian Biol. 1979. Vol. 11. N 1—2. S. 24—25.

Gupta S. C., Kaman N. Fibrous endothecium, tapetum and pollen development in *Belamcanda chinensis* DC. // Bot. Gaz. 1973. Vol. 134. N 2. P. 125—129.

Hayashi T., Nakajima J., Tsuge M. Изучение стабильности хромосом тетраплоидных линий у сахарной свеклы. 6. Действие отбора на фертильность пыльцы // Тэнсай кэнкю кайхо, Proc. Sugar Beet Res. Assoc. 1980. N 22. P. 74—78 (яп. яз.).

Nilan R. A., Rosichan J. L., Arenaz P., Hodgdon A. L., Kleinhofs A. Pollen genetic markers for detection of mutagens in the environment // Environ. Health. Perspect. 1981. Vol. 37. P. 19—25.

Raisuddin A. R., Siddiqui S. A. Gamma irradiation-induced variation in floral morphology and pollenviability in *Solanum melongena* L. cy. Pusa purple long // Nat. Acad. Sci. Lett. 1981. Vol. 4. N 11. P. 427—428.

Šinska J. Fenotypicky prejav pelovej sterility v potomstve F_1 hybridov lucerny // Pol'nohospodárstvo. 1979. Vol. 25. N 10. P. 812—817.

Tokumasu S. A comparative study on another development in male-fertile and male-sterile plants of *Pelargonium crispum* L'Her. ex Ait // Euphytica. 1976. Vol. 25. N 1. P. 151—159.

Институт биологии
Карельского научного центра РАН
Петрозаводск

Получено 17 VI 1996

SUMMARY

Characteristic morphological features of the fertile and sterile pollen grains of *Festuca pratensis* has been studied to apply the «sterile pollen» for characterization of the induced mutagenesis in panmictic populations. Fluctuations in the fertility levels and in the size of pollen grains in plants of wild and mutant strains have been shown. Anomalous pollen had various cytoplasmic defects which, according to their degree and time of appearance, were divided into four groups. It was shown that the injuries of genetic apparatus caused by the treatmant of seeds with the mutagens were preserved in the remote generations. The individual mutant strains can be differentiated by the frequency of sterile pollen grains from plants grown under conditions of both normal and extreme deficient of soil nutrition.

УДК 582.542.1 : 581.9 (470.22)

© В. Д. Лопатин

О РЕЗУЛЬТАТАХ ИНТРОДУКЦИИ *ZIZANIA LATIFOLIA* (*POACEAE*) В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

V. D. LOPATIN. ON THE RESULTS OF THE INTRODUCTION OF *ZIZANIA LATIFOLIA* (*POACEAE*) IN SOUTHERN KARELIA

Приведены результаты 33-летних наблюдений над *Zizania latifolia* (злак из трибы рисовых), высаженным в 1962 г. в Южной Карелии. К концу наблюдений, за счет внедрения местных видов, в посадках остались единичные особи *Z. latifolia* среди сплошной заросли *Equisetum fluviatile*.

В 1962 г. дальневосточный дикий рис *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. был интродуцирован в южную Карелию (что на 10° севернее северной границы естественного ареала этого вида). Место посадки — бухта Кирпичная в северной части оз. Кончозеро, близ дер. Западная Кондопожского р-на Карельской АССР. За год до этого уровень воды в озере был искусственно понижен на 1.5 м, благодаря чему мелководья, прилегающие к берегам, оказались свободными от аборигенной растительности.

Посадочный материал был привезен с Учинского водохранилища (близ г. Москвы), где в свою очередь цицания широколистная была посажена зелеными побегами, взятыми из лимана Борового в 1960 г. (Столяров, 1962). Растения были высажены целыми побегами 4 VII 1962 на 3 участках параллельно берегу (расстояние между рядами и в рядах — 2 м).

Уч. 1. Северо-восточный берег бухты Кирпичной. Дно твердое, глинистое. Место посадки открыто в сторону озера. При южном и юго-западном ветрах наблюдается сильный прибой. Высажен 81 побег в 3 ряда (по 27 шт.) (глубина воды у 1-го ряда 30 см, у последнего — 90 см). Общая площадь посадки 208 м^2.

Уч. 2. Юго-западный берег внутренней части бухты Кирпичной. Дно вязкое, илистое. Участок защищен от ветра и волнения, так как находится в глубине бухты. Высажено 57 побегов в 2 ряда (глубина у 1-го ряда — 40 см, у 2-го — 90 см). Площадь посадки — 110 м^2.

Уч. 3. Юго-западный берег бухты. Участок расположен значительно ближе к отрытой части озера, чем уч. 2. Волнение здесь больше, чем на уч. 2, но значительно меньше, чем на уч. 1. Дно вязкое, илистое. Высажено 11 побегов в 1 ряд (глубина 70—80 см).

Аборигенная растительность восстановилась и подошла вплотную к посадкам лишь через 8 лет. Быстрее восстановились осочники (*Carex acuta* L., *C. rostrata* Stokes) между урезом воды и посадками. Очень быстро внедрился *Nuphar lutea* (L.) Smith, образовав 2-й ярус.

Zizania latifolia относится к трибе рисовых, с 6-тычиночными цветками и длинной (до 70 см) метелкой. Верхняя половина метелки с женскими цветками — сжатая, нижняя с мужскими цветками — раскидистая. Растения 2.0—2.2 м выс., листья до 35 мм шир. Размножение вегетативное, так как цветение начинается поздно (в начале сентября), семена не успевают вызревать. Сперва зацветают мужские цветки и только через несколько дней женские, чем обеспечивается перекрестное опыление.

В наших условиях ввиду северного положения вегетативное размножение подавлено. От 1 куста отходит до 4 побегов (для сравнения: на Карповском водохранилище (Волгоградская обл.) от одного куста *Z. latifolia* отходит до 50 побегов и более 100 корневищ (Розанов, 1956), на Учинском водохранилище — до 18 побегов (Лопатин, 1983)). Тем не менее на 3-й год после посадки образовалась заросль с сомкнутостью до 70, а местами до 100 %. Однако в последующие годы сомкнутость стала снижаться и установилась в пределах 40—50 %. Несмотря на невысокую сомкнутость, внедрение новых видов, за исключением *Nuphar lutea*, шло лишь по

периферии заросли. Как указывалось ранее, семена, как правило, не вызревают, но все же были исключения. На 24-й год жизни посадки было обнаружено много всходов, прибитых ветром к берегу, однако зимой всходы погибли (весной они исчезли).

За рассматриваемый период произошло изменение площадей, занятых цицанией на опытных участках.

Хуже всего *Zizania latifolia* удерживает территорию на не защищенном от прибоя уч. 1 (с твердым глинистым дном). Здесь уже на 5-й год местные виды стали внедряться в середину посадки, а на 26-й год все поглотила местная растительность преимущественно с господством *Equisetum fluviatile* L. Интересно отметить, что уже с 6-го года жизни *Zizania latifolia*, за редким исключением, дает только генеративные побеги, очень мало варьирующие по высоте. Угнетение сказывается в уменьшении числа и ширины листьев.

Участки 2 и 3 имеют илистое дно и защищены от прибоя. Площадь, занимаемая *Z. latifolia*, поначалу увеличивалась: на уч. 2 на 19-й год после посадки она увеличилась в 3.5 раза, на уч. 3 еще больше. Заметное сокращение площади началось с 22-го года существования посадки за счет внедрения местных видов в периферийные части заросли и продолжается до сих пор. Отсутствие других видов во внутренней части заросли можно объяснить неблагоприятным воздействием на них аллелопатических выделений *Z. latifolia*. Их «не замечает» только *Nuphar lutea*, который одинаково хорошо развивается как в пределах посадки, так и за ее пределами. К концу наблюдений *Equisetum fluviatile* подошел к самому центру зарослей. Среди высокого (до 1.7 м) и густого хвощатника возвышаются единичные особи интродуцента.

Интродуцированный здесь вид имеет большое потенциальное хозяйственное значение как высокоурожайное (в плавнях р. Кубани — до 89 ц воздушно-сухой массы с 1 га), хорошо поедаемое скотом кормовое растение, которое может использоваться в виде сена, силоса и зеленой массы (Столяров, 1962). Разработана агротехника его возделывания и успешно проведены опыты по хозяйственному использованию (Столяров, 1962, 1968). В 1950—1960 гг. цицания была очень популярна, ею занимались разные научные и хозяйственные учреждения и просто любители. Цицанией тогда заселили мелководья многих озер в средней полосе России, на Украине, в Сибири и даже в Средней Азии (Лопатин, 1983). Наиболее серьезные исследования были проведены Костромским сельскохозяйственным институтом (Исакова и др., 1957). Рассматривалась возможность использования *Zizania latifolia* с целью хозяйственного освоения огромных площадей мелководий водохранилищ (Розанов, 1956).

Как показали наши опыты, использование этого интродуцента в Карелии не имеет смысла, но уже на юге Ленинградской обл. его посадки довольно прочно удерживают свою территорию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Исакова А. А., Анискина З. Н., Макулова Е. В. Некоторые особенности дикого риса, культивируемого в Костромской области // Тр. Костромск. с.-хоз. ин-та. 1957. Вып. 1. С. 71—78.

Лопатин В. Д. О самом северном местопроизрастании *Zizania latifolia* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 4. С. 528—531.

Розанов М. П. Использование мелководий водохранилищ для сельского хозяйства. М., 1956. 79 с.

Столяров С. С. Выращивание дальневосточного многолетнего риса // Животноводство. 1962. № 6. С. 52—54.

Столяров С. С. Выращивание кормового дальневосточного риса на мелководьях // Животноводство. 1968. № 4. С. 53—54.

Карельское отделение РБО
Петрозаводск

Получено 25 XI 1996

SUMMARY

The results of long-term observation of *Zizania latifolia*, introduced in 1962 into the bay of the Kontchozero lake in Kondopozhsk district (Southern Karelia) are described. By 19th years of the observation the area of *Zizania* plantation expanded 3.5-fold, then, by 22th years it began to shrink due to the invasion of native species. Finally, only single individuals of *Zizania latifolia* remained among the overgrowths of *Equisetum fluviatile*.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.47 : 551.76/.77

© А. В. Хваль

К СИСТЕМАТИКЕ МЕЗОЗОЙСКИХ И КАЙНОЗОЙСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *SCIADOPITYACEAE* (*PINOPSIDA*)

A. V. HVALJ. ON THE SYSTEMATICS OF THE MESOZOIC AND CENOZOIC REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *SCIADOPITYACEAE* (*PINOPSIDA*)

Обсуждаются особенности организации побегов и листьев ископаемых представителей сем. *Sciadopityaceae*. Приведен список 33 действительно обнародованных видов семейства, содержащего 6 родов (*Holkopitys*, *Mirovia*, *Oswaldheeria*, *Sciadopityoides*, *Sciadopitys* и *Tritaenia*). Предложены 6 новых комбинаций.

К настоящему времени описано свыше трех десятков мезозойских и кайнозойских видов хвойных, сходных с современным видом *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold et Zucc. по особенностям строения побегов и листьев. Характерным признаком этих растений в отличие от остальных хвойных является присутствие всего лишь одной устьичной зоны на нижней поверхности листа.

Долгое время все виды данной группы помещались в состав 2 родов — *Sciadopitys* Siebold et Zucc. и *Sciadopitytes* Göpp. et Menge. Однако И. Н. Свешникова (1981) отметила, что второй род, включающий только ископаемые формы, был описан по листьям из палеогеновых янтарей, отнесенным впоследствии к двудольным. Таким образом, использование родового названия *Sciadopitytes* в отношении листьев хвойных стало неправильным, поэтому Свешниковой был выделен новый род *Sciadopityoides* Sveshnik. с типовым видом *S. uralensis* Sveshnik., включивший в себя большую часть мезозойских видов данной группы, описанных к тому времени. В составе *Sciadopitys* были сохранены лишь 3 кайнозойских вида (*S. verticillata*, *S. tertiaria* Menzel и *S. marcodurensis* Weyland et al.).

Выделение нового рода было отвергнуто Л. Н. Абрамовой (1984) и А. И. Киричковой (1985), однако поддержано S. Manum (1987).

Между тем, в пределах рода *Sciadopityoides* s. l. имело место широкое варьирование признаков морфологии листа, позволившее выделить внутри рода несколько групп видов, более тесно связанных друг с другом. В работе Manum (1987) некоторые виды были отнесены к роду *Sciadopitys*, а в составе *Sciadopityoides* была выделена группа видов, близких к типовому *S. uralensis*.

Более детальные исследования привели M. Bose и S. Manum (1990, 1991) к выводу о том, что различия между отдельными группами видов внутри *Sciadopityoides* достигают уровня родовых. Исходя из этого, были выделены 2 новых рода — *Arctopitys* M. N. Bose et Manum и *Oswaldheeria* M. N. Bose et Manum. К этой группе хвойных были отнесены также роды *Holkopitys* M. N. Bose et Manum, *Tritaenia* M. N. Bose et Manum (ранее считавшийся изолированным) и *Mirovia* Reymanówna (сближавшийся его автором с гинкговыми), при этом оказалось, что родовое название *Arctopitys* является младшим синонимом *Mirovia*.

Отметив, что мезозойские роды отличаются по морфологии листа и побега от кайнозойских представителей рода *Sciadopitys*, Bose и Manum предложили выделить *Holkopitys*, *Mirovia*, *Oswaldheeria*, *Sciadopityoides* и *Tritaenia* в самостоятельное сем.

Miroviaceae M. N. Bose et Manum, сохранив в составе *Sciadopityaceae* Hayata только род *Sciadopitys*.

Род *Sciadopitys*, действительно, заметно отличается по строению побегов от тех видов *Mirovia*, *Oswaldheeria* и *Sciadopityoides*, у которых оно известно, однако морфология эпидермы едина у всех видов группы. По существу, отличия между *Sciadopitys* и остальными 5 родами лишь ненамного больше, чем, например, между разными родами внутри *Pinaceae* и *Taxodiaceae*. Поскольку сем. *Miroviaceae*, предложенное Bose и Manum, не было действительно обнародовано, мы полагаем возможным относить роды *Holkopitys*, *Mirovia*, *Oswaldheeria*, *Sciadopityoides*, *Sciadopitys* и *Tritaenia* к одному семейству — *Sciadopityaceae*, понимая его широко, как это принято в отношении других семейств хвойных.

В приводимую далее систему сциадопитисовых вошли виды, описанные преимущественно по фитолеймам; в тех случаях, когда вид описан на основании отпечатков побегов и листьев, это отмечено отдельно.

SCIADOPITYACEAE Hayata

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА

1. Устьичных зоны две . . . . *Holkopitys*.
\+ Устьичная зона одна . . . . 2.
2. Побеги простые, нет сростных листьев . . . . 3.
\+ Побеги ложномутовчатые, есть сростные листья . . . . *Sciadopitys*.
3. Основание листа широкое . . . . 4.
\+ Основание листа суживающееся . . . . 5.
4. Устьичная зона погружена в борозду . . . . *Sciadopityoides*.
\+ Устьичная зона образует полосу на поверхности листа . . . . *Tritaenia*.
5. Устьичная зона погружена в борозду . . . . *Mirovia*.
\+ Устьичная зона образует полосу на поверхности листа . . . . *Oswaldheeria*.

1. *Holkopitys* M. N. Bose et Manum

1. *H. hoegii* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 49, pl. 6, figs. 5—7; text-figs. 19 A—E, H—I, L, 20 A—C.

Ранний мел (баррем?) Шпицбергена и Баффиновой Земли (Арктическая Канада).

2. *Mirovia* Reymanówna

1. *M. capbohemanensis* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 64. — *Arctopitys capbohemanensis* M. N. Bose et Manum, 1990, l. c.: 37, pl. 3, figs. 1, 2, 4, 5; text-figs. 15, 16 K, P, nom. superfl.

Ранний мел (баррем?) Шпицбергена.

2. *M. florinii* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 64. — *Arctopitys florinii* M. N. Bose et Manum, 1990, l. c.: 35, pl. 2, fig. 11; pl. 3; pl. 4, figs. 2, 3; text-figs. 13, 14, nom. superfl.

Ранний мел (баррем?) Шпицбергена и Баффиновой Земли.

3. *M. groenlandica* M. N. Bose et Manum, 1991, Polar Research, 9 : 12, figs. 4, 5 A—X. — *Arctopitys* sp. M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 15, pl. 8, figs. 1—3.

Ранний (средний?) мел Западной Гренландии.

4. *M. ineffecta* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 64. — *Arctopitys ineffecta* M. N. Bose et Manum, 1990, l. c.: 39, pl. 3, fig. 6; pl. 4, fig. 6; text-figs. 16 A—J, L—O, Q, R, nom. superfl.

Ранний мел (баррем?) Шпицбергена и Баффиновой Земли.

5. *M. lagerheimii* (N. T. Johansson) M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 64; Manum et al. 1991, Rev. Palaeobot. Palynol. 68 : 243, pl. I, 6; figs. 8 D—F. — *Sciadopitytes lagerheimii* N. T. Johansson, 1920, Svensk Bot. Tidskr. 14 : 254, Fig. 1 g, i—l, 2 d; Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16 : 266. — *Sciadopityoides lagerheimii* (N. T. Johansson) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1725. — *Sciadopitys lagerheimii* (N. T. Johansson) Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palynol. 51 : 155, pl. 1, fig. 3. — *Arctopitys lagerheimii* (N. T. Johansson) M. N. Bose et Manum, 1990, l. c.: 20, nom. superfl.

Средняя юра северной Норвегии.

6. *M. persulcata* (N. T. Johansson) M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 64; Manum et al. 1991, Rev. Palaeobot. Palynol. 68 : 243, pl. I, 1, 2; figs. 8 A—C. — *Sciadopitytes persulcata* N. T. Johansson, 1920, Svensk Bot. Tidskr. 14 : 255, Fig. 1 m—o, 2 e; Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16 : 266. — *Sciadopityoides persulcata* (N. T. Johansson) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1725; Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palynol. 51 : 161, pl. 4. — *Arctopitys persulcata* (N. T. Johansson) M. N. Bose et Manum, 1990, l. c.: 20, nom. superfl.

Средняя юра северной Норвегии.

7. **M. swetlanae (Kiritchk.) Hvalj comb. nov.** — *Sciadopitys swetlanae* Kiritchk. 1985, в Фитостратигр. и флора юрских и нижнемел. отложений Ленского бассейна: 119, табл. LXXI, фиг. 2—6.

Суживающиеся основания листьев и наличие вдоль устьичной зоны сильно утолщенных клеток, несущих папиллы, позволяют отнести данный вид к роду *Mirovia*.

Средний мел (альб) севера Средней Сибири.

8. *M. szaferi* Reymanówna, 1985, Acta Palaeobot. 25 : 6, pl. I—III, fig. 1.

Средняя юра Польши (типовой вид).

3. *Oswaldheeria* M. N. Bose et Manum

1. *O. arctica* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 44, pl. 5, figs. 2, 3, 5; text-figs. 18 A—N, R, S, 19 F, G, J, K, M—P.

Ранний мел (баррем?) Шпицбергена и Баффиновой Земли.

2. *O. hallei* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 41, pl. 2, figs. 4—6; pl. 4, figs. 4, 5; text-figs. 17, 18 O—Q, T—W, «(Florin) Bose et Manum». — *Sciadopitytes hallei* Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16 : 265, nomen nudum. — *Sciadopityoides (?) hallei* (Florin) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1725; Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palynol. 51 : 155, comb. invalid.

Публикация данного вида R. Florin (1922) является недействительной, поскольку она не сопровождается изображением, обязательным (начиная с 1 января 1912 г.) для действительного обнародования нового таксона ископаемых растений видового и внутривидового ранга (Международный..., 1996 : Ст. 38). Таким образом, не является действительной и комбинация Свешниковой (1981).

Ранний (средний?) мел Западной Гренландии, Шпицбергена и Баффиновой Земли (типовой вид).

3. **O. latiuscula (Kiritchk.) Hvalj comb. nov.** — *Sciadopitys latiuscula* Kiritchk. 1985, в Фитостратигр. и флора юрских и нижнемел. отложений Ленского бассейна: 118, табл. LXX, фиг. 1—5; табл. LXXI, фиг. 1.

Отсутствие устьичной борозды и суживающееся основание листа позволяют отнести данный вид к роду *Oswaldheeria*.

Ранний мел (берриас) Ленского бассейна.

4. *O. macrophylla* (Florin) M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 21; Manum et al. 1991, Rev. Palaeobot. Palynol. 68 : 244, pl. I, 5, 7, 8; figs. 9 A—E. — *Sciadopitytes macrophylla* Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16 : 267, fig. 2 b. — *Sciadopityoides macrophylla* (Florin) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1725. — *Sciadopitys macrophylla* (Florin) Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palyn. 51 : 157, pl. 2, 3; text-figs. 2 A, B, E, F.

Средняя юра северной Норвегии.

5. **O. samyliniae (Sveshnik.) Hvalj comb. nov.** — *Sciadopityoides samyliniae* Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1726, «*samylinae*». — *Sciadopitys sibirica* Samyl. 1963, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 4 : 111, табл. 36, фиг. 1—5, design. typi omissa; Киричкова, 1985, в Фитостратигр. и флора юрских и нижнемел. отложений Ленского бассейна: табл. LXXII, фиг. 1—6. — *Sciadopityoides sibirica* (Samyl.) Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palyn. 51 : 154, comb. invalid. — *Arctopitys sibirica* (Samyl.) M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 21, comb. invalid. — *Mirovia sibirica* (Samyl.) M. N. Bose et Manum, 1990, l. c.: 64, comb. invalid.

При описании данного вида В. А. Самылиной (1963) не был указан тип, поэтому позднейшие комбинации, основанные на этой работе, являются недействительными.

Bose и Manum отнесли этот вид к роду *Mirovia*, однако, поскольку устьичная зона у листьев этого вида не погружена в борозду, он должен быть помещен в состав рода *Oswaldheeria*.

Ранний мел (берриас—валанжин) Ленского бассейна.

6. *O. scotica* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 46, pl. 4, fig. 1; pl. 5, figs. 1, 4; text-fig. 20 D—F, «(Florin) Bose et Manum». — *Sciadopitytes scotica* Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16 : 266, nom. nudum. — *Sciadopityoides scotica* (Florin) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1726, comb. invalid.

См. примечание к виду *O. hallei*.

Поздняя юра Шотландии.

7. *Oswaldheeria* (?) sp. — *Sciadopitys* sp. Самылина, 1961, Бот. журн. 46, 5 : 642, табл. VI, фиг. 4—6.

Описанный Самылиной (1961) и упоминаемый также Б. М. Штемпелем (1965), *Sciadopitys* sp. по основным диагностическим признакам напоминает позднеюрский вид *Oswaldheeria scotica*, но отличается от последнего значительно более короткими клетками основной эпидермы и, по-видимому, меньшим размером листьев (длина самых крупных описанных фрагментов — 10 мм, в то время как листья *O. scotica* достигают 90 мм дл.).

Средний мел (апт—альб) Южного Приморья (Россия).

4. *Sciadopityoides* Sveshnik.

1. **S. arctica (L. N. Abramova) Hvalj comb. nov.** — *Sciadopitys arctica* L. N. Abramova, 1984, Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. о-ва, 27 : 211, табл. II, фиг. 10—14.

Округлые основания листьев и погруженность устьичной зоны в борозду позволяют отнести этот вид к роду *Sciadopityoides*. Особенности строения устьичной зоны неизвестны, однако по всем доступным для сравнения признакам вид особенно близок к *S. crameri*; отличия заключаются прежде всего в присутствии у *S. arctica* несколько

более крупных листьев. Эти виды различаются также по времени и месту распространения: *S. arctica* известен из среднего мела севера Средней Сибири, тогда как *S. crameri* — из поздней юры Западной Гренландии.

Средний мел (альб—сеноман) севера Средней Сибири.

2. **S. brevifolia (L. N. Abramova) Hvalj comb. nov.** — *Sciadopitys brevifolia* L. N. Abramova, 1984, Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. о-ва, 27 : 211, табл. I, фиг. 1—6; табл. II, фиг. 1—9.

Округлые основания листьев, погруженность устьичной зоны в борозду и наличие ветвистых папилл позволяют отнести этот вид к роду *Sciadopityoides*.

Средний мел (альб—сеноман) севера Средней Сибири.

3. *S. crameri* (Heer) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1724, рис. 2, *7—11*; рис. 3, *1, 2*; Manum 1987, Rev. Palaeobot. Palyn. 51 : 153; Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 23, pl. 1, figs. 3, 5, 6; pl. 8, fig. 6; text-figs. 7 A—Q, U, Y, 9 A, B, D, Q—S, U. — *Pinus crameri* Heer, 1868, Flora fossilis arctica, 1 : 84, Taf. XXIV, Fig. 8 b, 9—16 (folia), non fig. 7; Heer, 1874, Flora fossilis arctica, 3, 2 : 83, Taf. XXIII, Fig. 9, 12.

В номенклатурных абзацах к этому виду обычно приводится также комбинация *Sciadopitytes crameri* (Heer) T. Halle, однако Bose и Manum (1990) отмечают, что Halle (1915) и R. Florin (1922) ошибочно отождествили исследованные ими образцы с *Pinus crameri* Heer.

Ранний (средний?) мел Западной Гренландии.

4. *S. ikorfatensis* M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 26, pl. 1, fig. 8; pl. 2, figs. 3, 10; text-figs. 9 E—P, T, 10.

Ранний (средний?) мел Западной Гренландии.

5. *S. microphylla* (Heer) M. N. Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 24, pl. 1, figs. 1, 2, 4, 7, 9; pl. 2, fig. 9; pl. 8, figs. 4, 5; text-figs. 7 R—T, V, W, 8, 9 C. — *Pinus microphylla* Heer, 1876, Kongl. svenska Vetensk. Akad. Handl., 14, 5 : 46, Taf. IX, Fig. 9. — *Sciadopitytes crameri* auct. non (Heer) T. Halle, 1915, Geol. Fören. Stockholm Förh. 37 : 509, pl. 13, figs. 1—13.

Ранний (средний?) мел Западной Гренландии, Шпицбергена и Баффиновой Земли.

6. *S. nathorstii* (T. Halle) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1725, рис. 3, *4*; Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palyn. 51 : 154, 161, pl. 5, figs. 1—8; Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 28, pl. 2, figs. 1, 2; text-fig. 11; Bose et Manum, 1991, Polar Research, 9 : 12, figs. 2, 3 A—F. — *Sciadopitytes nathorstii* T. Halle, 1915, Geol. Fören. Stockholm Förh. 37 : 512, pl. 12, figs. 16—29; N. Johansson, 1920, Svensk Bot. Tidskr. 14 : 253, figs. 1 d—f, 2 a—c; Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16 : 265.

Bose и Manum (1990) отмечают, что принадлежность к *S. nathorstii* образцов, описанных N. Johansson (1920), установлена не вполне достоверно.

Описанные И. Н. Свешниковой и Л. Ю. Буданцевым (1969) образцы, возможно, принадлежат отдельному виду (см. далее).

Ранний (средний?) мел Западной Гренландии.

7. *S. ukrainensis* (Dolud.) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1726; Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palyn. 51 : 154; Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 20. — *Sciadopitytes ukrainensis* Dolud. 1963, Палеонтол. журн. 1 : 123, табл. XII, фиг. 1—13.

Средняя юра Западной Украины.

8. *S. uralensis* Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1723, рис. 2, *1—6*; Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palyn. 51 : 154, «(Dorofeev et Sveshnikova) Sveshnikova»; Bose et

Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 20, «(Dorofeev et Sveshnikova) Sveshnikova». — *Sciadopitys uralensis* P. Dorof. et Sveshnik. 1959, Докл. АН СССР, 128, 6 : 1277, рис. 1 (карта), 2, фиг. 1—7, «*Sciadopithys*», designat. typi omissa; Свешникова, 1963, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 4 : 221, табл. 2, фиг. 5—12.

При описании данного вида как *Sciadopitys uralensis* П. И. Дорофеевым и И. Н. Свешниковой не был указан тип, поэтому действительным является только название *Sciadopityoides uralensis* Sveshnik.

Средний мел (сеноман—турон) Урала (типовой вид).

9. *S. variabilis* (M. N. Bose) Sveshnik. 1981, Бот. журн. 66, 12 : 1726; Manum, 1987, Rev. Palaeobot. Palyn. 51 : 155; Bose et Manum, 1990, Norsk Polarinst. Skr. 192 : 32, pl. 2, figs. 7, 8; text-fig. 12. — *Sciadopitytes variabilis* M. N. Bose, 1955. Norsk Geol. Tidsskr. 35 : 53, pl. 1, figs. 2, 6, 7, text-figs. 1 A—I, K—N, 2 A, D, E, 3 A—D.

Ранний мел (баррем?) Баффиновой Земли.

10. *Sciadopityoides* (?) sp. — *Sciadopitytes nathorstii* auct. non T. Halle, Свешникова и Буданцев, 1969, Ископаемые флоры Арктики, ч. 1 : 52, табл. X, фиг. 8—13, «*Sciadopitytes* (*Sciadopitys*) *nathorstii*».

Bose и Manum (1990) отметили, что данные образцы отличаются округлой верхушкой листа и косой ориентацией устьиц, в то время как для *Sciadopityoides nathorstii* характерна заостренная верхушка, а устьичные щели направлены преимущественно продольно. По мнению этих авторов, образцы Буданцева и Свешниковой ближе к виду *Mirovia capbohemanensis*, также описанному из раннего мела Шпицбергена. Между тем, листья *M. capbohemanensis* не превышают 15 мм дл. и имеют вытянутые клетки основной эпидермы, тогда как данные образцы крупнее (они представляют собой фрагменты листьев длиной 17 мм), а клетки основной эпидермы у них короткие.

Таким образом, в настоящее время, по-видимому, преждевременно относить данные листья к какому-либо из описанных видов семейства.

Ранний мел Шпицбергена.

5. *Sciadopitys* Siebold et Zucc.

1. **S. canadensis (Christophel) Hvalj comb. nov.** — *Sciadopitophyllum canadense* Christophel, 1973, Amer. Journ. Bot. 60, 1 : 61, figs. 2, 4, 6, 7.

Данный вид описан его автором в составе отдельного рода, возможно, ввиду того что он известен только по отпечаткам облиственных побегов. Однако этот вид настолько близок к современному *Sciadopitys verticillata*, что выделение отдельного рода представляется излишним.

Поздний мел—палеоцен Западной Канады.

2. *S. cretacea* Ogura, 1932, Jour. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, sec. 3, 2 : 472. pl. XXII, figs. 6—7; text-figs. 13—14.

Анатомическое строение листьев этого вида практически совпадает со строением сростных листьев *S. verticillata*.

Поздний (средний?) мел Хоккайдо (Япония).

3. *S. shiragica* Huzioka, 1972, Journ. Mining Coll., Akita Univ. ser. A, 5 : 40, pl. 1. figs. 14—16.

Отнесение этого вида к *Sciadopityaceae*, по нашему мнению, не вполне обосновано.

Олигоцен—миоцен п-ова Корея.

4. *S. sveshnikoviae* Cheleb. 1991, в Эоцен Западной Камчатки: 100, табл. XIX. фиг. 9—14; табл. XX, фиг. 3—8, «*sveshnikovae*».

Описан по отпечаткам облиственных побегов.
Эоцен Камчатки.

5. *S. tertiaria* Menzel, 1913, Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. 34, 1, 1 : 23, Taf. 3, Fig. 15—21. — *S. marcodurensis* Weyland, K. Kilpper et W. Berendt, 1967, Palaeontographica, 120, B : 159, Taf. 30, Fig. 31—35; Taf. 31, Fig. 36—38.

H. Jähnichen (1969, по K. Uemura, 1986) пришел к выводу, что особенности строения кутикулы *S. tertiaria* Menzel s. str. соответствуют таковым у *S. marcodurensis* Weyland et al., также описанного с территории Германии. Таким образом, видовое название «*S. marcodurensis*» является более поздним синонимом *S. tertiaria*.

Миоцен и плиоцен Германии.

6. *S. verticillata* (Thunb.) Siebold et Zucc. 1842 (1870), Flora japonica, Sect. 1, 2: 3, tab. 101, 102.

Современный вид, известен с плиоцена. В настоящее время в естественном состоянии произрастает на островах Хонсю, Кюсю и Сикоку (Япония).

7. *Sciadopitys* sp. 1. — *Sciadopitytes annularioides* Krysht. et Prynada, 1932, Изв. Всесоюзн. геол.-развед. объедин. 51, 22 : 372, sine icone. — *S. annularioides* Krysht. et Prynada ex Sveshnik. 1963, Осн. палеонтол. Голосем. и покрытосем.: 356, табл. XVIII, фиг. 14, «*annularioides* Pryn.», non rite publ.

На основании наличия (ложно)мутовчатых побегов вид может быть отнесен к роду *Sciadopitys*.

Описание этого вида в работе А. Н. Криштофовича и В. Д. Принады (1932) не снабжено иллюстрацией, поэтому вид не может считаться действительно обнародованным. Публикация иллюстрации Свешниковой (1963б) также не делает название таксона действительно обнародованным, поскольку она не снабжена ссылкой на первоописание.

Ввиду того что данный вид известен по одному отпечатку мутовки листьев, сопровождаемому лишь очень кратким описанием, его валидизация представляется преждевременной.

Средний (?) мел Южного Приморья (Россия).

8. *Sciadopitys* sp. 2. — *S. shiragica* auct. non Huzioka, Huzioka and Uemura, 1973, Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 16 : 701, pl. 2, figs. 9—12. — *Sciadopitys* sp. Uemura, 1986, Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, ser. C, 12 : 55, pl. 1, figs. 1—7; Uemura, 1988, «Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan»: 106.

Миоцен Хонсю (Япония).

9. *Sciadopitys* sp. 3. — *S.* sp. Самылина, 1967, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 4, 2 : 155, табл. XII, фиг. 8.

Описан по отпечаткам мутовок и изолированных листьев.

Средний мел (альб) бассейна р. Колымы (Северо-Восток Сибири).

6. *Tritaenia* Mägd. et Rudolf ex M. N. Bose et Manum

1. *T. crassa* (Sew.) M. N. Bose et Manum, 1991, Polar Research, 9 : 15, fig. 6. — *Pityophyllum crassum* Sew. 1926, Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 215 : 106, text-fig. 16.

Ранний (средний?) мел Западной Гренландии.

2. *T. linkii* Mägd. et H. Rudolf ex M. N. Bose et Manum, 1991, Polar Research, 9 : 14. — *T. linkii* (Roem.) Mägd. et H. Rudolf, 1969, N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 5 : 296, fig. 1—5, non rite publ.

Ранний (?) мел Германии (типовой вид).

SPECIES *SCIADOPITYACEARUM* AFFINITATIS GENERICAE INCERTAE

«*Sciadopitys*» *neosibirica* L. N. Abramova, 1985, в Стратиграфия и палеонтология мезозойских осадочных бассейнов севера СССР: 105, табл. I, фиг. 1—5; табл. II. фиг. 1, 4, 5, «*neosibiricus*».

Характер основания листа и топология устьичной зоны у данного вида неизвестны, поэтому определение его родовой принадлежности в новой системе семейства в настоящее время невозможно.

Средний мел (апт) Новосибирских о-вов (север Средней Сибири).

«*Sciadopitys*» sp. 4. W. Gothan, 1954, Svensk Bot. Tidskr. 48 : 337, Taf. 1.

Опубликованные данные по этому виду недостаточны для анализа.

Верхняя юра Восточных Пиренеев (Испания).

ПРИМЕЧАНИЕ

3 ранее упоминавшихся в литературе вида не включены в приведенную систему семейства.

Как отмечают Bose и Manum (1990), видовые названия *Pinus eirikiana* Heer и *P. olafiana* Heer должны быть сохранены лишь в отношении опубликованных Heer (1874) образцов. Формально верны комбинации *Sciadopityoides olafiana* (Heer) Sveshnik. и *S. eirikiana* (Heer) Sveshnik., однако в системе, предложенной Bose и Manum, род *Sciadopityoides* меньше по объему, чем у Свешниковой (1981). Образцы Heer имеют плохую сохранность, поэтому определение их родовой принадлежности в пределах *Sciadopityaceae* представляется в настоящее время невозможным.

Выделение вида *Sciadopitytes scanica* Florin было впоследствии отвергнуто его автором (Bose, 1955).

Распределение видов *Sciadopityaceae* в течение мезозоя представлено в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов *Sciadopityaceae* во времени и пространстве в течение мезозоя

Географическая область	Средняя юра	Поздняя юра	Ранний мел	Средний мел	Поздний мел
Западная Канада					*Sciadopitys canadensis*
Арктическая Канада			*Holkopitys hoegii* *Mirovia florinii* *M. ineffecta* *Oswaldheeria arctica* *O. hallei* *Sciadopityoides microphylla* *S. variabilis*	*Sciadopityoides nathorstii*	
Западная Гренландия			*Oswaldheeria hallei* *Mirovia groenlandica* *Sciadopityoides crameri* *S. ikorfatensis* *S. microphylla* *S. nathorstii* *Tritaenia crassa*		

Географическая область	Средняя юра	Поздняя юра	Ранний мел	Средний мел	Поздний мел
Шотландия		*Oswaldheeria scotica*			
Северная Норвегия	*Mirovia lagerheimii* *M. persulcata* *Oswaldheeria macrophylla*				
Шпицберген			*Holkopitys hoegii* *Mirovia capbohemanensis* *M. florinii* *M. ineffecta* *Oswaldheeria arctica* *O. hallei* *Sciadopityoides microphylla* *S.* sp.		
Пиренеи		«*Sciadopitys*» sp. 4			
Центральная Европа	*Mirovia szaferi* *Sciadopityoides ukrainensis*		*Tritaenia linkii*		
Урал				*Sciadopityoides uralensis* *Mirovia swetlanae*	
Средняя Сибирь и Ленский бассейн			*Oswaldheeria latiuscula* *O. samyliniae*	*Sciadopityoides arctica* *S. brevifolia* «*Sciadopitys*» *neosibirica*	
Север Дальнего Востока				(?) *Sciadopitys* sp. 1, *S.* sp. 3	
Приморье			*Oswaldheeria* sp.		
Япония					*Sciadopitys cretacea*

Анализ морфологического разнообразия в пределах семейства

Типы организации побегов и листьев. У современного *Sciadopitys verticillata* имеются побеги 2 типов — ауксибласты (длинные) и брахибласты (укороченные побеги). На ауксибластах образуются мелкие чешуевидные нефотосинтезирующие листья, расположенные спирально по длине междоузлий и сближенные по 10—40 в узлах, где в пазухах чешуевидных листьев находится по одному сильно редуцированному брахибласту. Каждый брахибласт несет один фотосинтезирующий игловидный лист с суживающимся основанием. Согласно наиболее распространенной точке зрения (Тахтаджян, 1956; Свешникова, 1963а; Sporne, 1974), такой лист представляет собой результат срастания краями 2 листьев, раздельных у предков сциадопитиса. При этом верхняя сторона нового органа восходит к адаксиальным сторонам некогда свободных листьев, а нижняя — к абаксиальным. Это подтверждается, в частности,

наличием в сростном листе 2 жилок с обратным (по сравнению с обычным) расположением флоэмы и ксилемы, а также случаями раздвоения листа. Таким образом, эти образования, внешне не отличимые от обычных листьев других хвойных, оказываются сидящими в ложных мутовках на концах ауксибластов.

В отличие от сростных листьев развивающиеся у проростков сциадопитиса ювенильные листья имеют одну жилку и расположены супротивно непосредственно на молодом побеге. Для их обозначения используется термин «эуфиллы». Сходные по строению листья образуются иногда на взрослых побегах в основании мутовок нормальных сростных листьев. В отдельных случаях на побеге могут образовываться все промежуточные формы между чешуевидными листьями и эуфиллами (Lemoine-Sébastian, 1972).

Ложномутовчатые побеги, сходные с побегами *Sciadopitys verticillata*, отмечены также у *S. canadensis* из позднего мела—палеоцена Западной Канады, у *S.* sp. 1 и у *S.* sp. 3 из среднего мела Приморья, а также у большей части кайнозойских видов *Sciadopitys*. У *S. cretacea*, описанного из позднего мела Хоккайдо (Япония), и у *S. tertiaria* из миоцена и плиоцена Германии исследовано анатомическое строение листа. Во всех существенных чертах оно соответствует таковому у сростных листьев современного сциадопитиса; можно предполагать, что и организация побега этих видов была сходной.

Большинство ископаемых видов семейства описаны по фитолеймам изолированных листьев, поэтому строение побегов у них до недавнего времени не было известно. Предполагалось, однако, что оно соответствует таковому у современного вида. Между тем в последних работах Bose и Manum (1990, 1991) описаны фрагменты побегов 2 раннемеловых видов (*Mirovia groenlandica* и *Sciadopityoides microphylla*). В обоих случаях побеги простые, несущие спирально расположенные листья, которые прикрепляются непосредственно к оси.

Безлистные побеги со следами спирально сидевших листьев обнаружены также вместе с изолированными листьями *Oswaldheeria hallei*, *Sciadopityoides crameri*, *S. nathorstii* и *Tritaenia crassa* (Bose, Manum, 1990, 1991). По эпидермальному строению они сопоставимы с листьями соответствующих видов.

Очевидно, что листья всех этих видов соответствуют эуфиллам *Sciadopitys verticillata*. Сростные листья сциадопитиса образуются на сильно редуцированных боковых брахибластах (укороченных побегах), в то время как у 6 вышеупомянутых видов листья расположены непосредственно на побеге.

Подобный тип строения побега можно предполагать также для всех видов, относящихся к родам *Sciadopityoides* и *Tritaenia*. Округлое основание листа у этих растений свидетельствует о прикреплении листьев к побегу всем основанием, как это имеет место у пихт. Очевидно, такие листья образовывались непосредственно на побеге, а не на редуцированном брахибласте в пазухе чешуевидного листа, как сростные листья рода *Sciadopitys*.

Тип строения побегов у *Holkopitys* и у остальных видов *Mirovia* и *Oswaldheeria* установить нельзя; суживающиеся основания листьев возможны как при простом спиральном листорасположении, так и при ложномутовчатой структуре со сростными листьями.

Очевидно, в процессе эволюции у сциадопитисовых возникали такие же типы организации побегов, как у представителей разных триб сем. *Pinaceae*. Например, простое спиральное листорасположение при неразличении ауксибластов и брахибластов, отмеченное у части ископаемых видов *Sciadopityaceae*, сходно с таковым у *Abieteae*. Ложномутовчатые побеги *Sciadopitys*, вероятно, происходят от типа, представленного у трибы *Pineae*, а наблюдаемые у современного *S. verticilata* эуфиллы в основаниях мутовок свидетельствуют о том, что промежуточным в эволюции *Sciadopitys* было состояние, характерное для родов сосновых из трибы *Lariceae*.

Размеры листьев и листовой диморфизм. В пределах *Sciadopityaceae* можно выделить 3 группы видов, различающиеся по длине листа. У большинства ископаемых

форм листья мелкие, обычно не превышающие 20 мм дл.; у 12 видов листья длиннее (порядка 30—60 мм дл.). Самые крупные листья известны у ископаемых видов *Sciadopitys canadensis* (60—160 мм) и *Oswaldheeria scotica* (90 мм), а также у современного *Sciadopitys verticillata* (15—180 мм). Следует отметить, что у обоих упомянутых видов *Sciadopitys* подобной длины достигают только сростные листья, тогда как листья *Oswaldheeria scotica*, вероятно, являются эуфиллами.

Ширина листа колеблется в очень незначительных пределах, обычно она не превышает 3 мм.

У некоторых сциадопитисовых известен листовой диморфизм. Как уже упоминалось, наряду со сростными листьями у *Sciadopitys verticillata* имеются чешуевидные листья, сильно отличающиеся по строению. Чешуевидные листья описаны также у *S. canadensis*. У части мезозойских представителей *Sciadopityaceae* засвидетельствованы листья, морфологически сходные с обычными листьями этих видов, но меньшие по размерам. Их топология неизвестна; возможно, они были приурочены к генеративным побегам. С другой стороны, нельзя исключать того, что у этих видов различались ауксибласты и брахибласты; в этом случае короткие листья могли располагаться на ауксибластах, в то время как длинные листья образовывались на брахибластах. Такая структура побегов ближе к предполагаемой для предков рода *Sciadopitys*.

Основание и верхушка листа. Характер основания листа положен в основу выделения родов семейства: у *Sciadopityoides* и *Tritaenia* листья имеют расширенные основания, у родов *Mirovia*, *Holkopitys*, *Sciadopitys* и *Oswaldheeria* основание листа суженное (Bose, Manum, 1990, 1991).

Форме верхушки листа ранее придавалось большое систематическое значение. Однако многие виды, описанные Bose и Manum (1990, 1991), характеризуются лишь относительным преобладанием заостренной или тупой верхушки листа, поэтому этот признак вряд ли следует использовать в систематике группы.

Сростные листья некоторых видов *Sciadopitys* имеют раздвоенную верхушку.

Борозда на верхней поверхности. У некоторых видов сциадопитисовых на верхней поверхности листа наблюдается продольная борозда, не несущая устьиц. Этот признак, по-видимому, не имеет большого систематического значения.

Устьичная зона. Как уже отмечалось, присутствие одной устьичной зоны на нижней поверхности листа — наиболее характерный признак семейства. Помимо *Sciadopityaceae*, эта особенность отмечена, по-видимому, только у специализированного раннемелового рода *Paractopyle* Krassil. (Красилов, 1967), листья которого отличаются от листьев *Sciadopityaceae* амфициклическим строением устьиц. Одна устьичная зона образуется иногда и у линейных листьев нынеживущего *Taxodium distichum* (L.) Rich. (Свешникова, 1963а).

Устьичной зоной (УЗ) можно назвать ту часть эпидермы листа, в пределах которой сосредоточены устьица. Во всех случаях эпидермальные клетки в пределах УЗ существенно отличаются по строению от клеток **основной эпидермы**, т. е. эпидермы остальной поверхности листа. Они нерегулярно расположены, заметно мельче по размеру, часто изодиаметрические; их стенки слабо кутинизированы.

У большинства видов семейства устьица беспорядочно разбросаны в пределах УЗ, образуя одну полосу, занимающую всю УЗ целиком. У 3 видов (*Oswaldheeria macrophylla*, *O. hallei* и *Sciadopityoides variabilis*) наряду с обычными листьями, имеющими одну полосу устьиц, описаны реже встречающиеся листья с несколькими полосами (3—5 полос у *Oswaldheeria macrophylla*, 3 (в одном случае 5) — у *O. hallei* и 2—4 — у *Sciadopityoides variabilis*).

В других случаях расположение устьиц в нескольких полосах является постоянным признаком вида. Так, у *Mirovia szaferi* внутри УЗ устьица собраны в 6—10 полос, у обоих видов рода *Tritaenia* (*T. linkii* и *T. crassa*) устьица собраны в 3 полосы. В

очень редких случаях у *T. crassa* устьица не образуют отдельных полос и располагаются в пределах УЗ одной широкой полосой.

Особое положение занимает *Holkopitys hoegii*. Внутри борозды на нижней поверхности листа устьица собраны в 2 боковые полосы, защищенные нависающими краями борозды. Ближе к центру борозды к каждой полосе примыкает зона клеток, несущих папиллы. По особенностям строения, эти клетки сопоставимы с клетками УЗ у других видов сциадопитисовых. Наоборот, расположенные в центральной части борозды клетки мало отличаются от клеток основной эпидермы.

Таким образом, можно заключить, что у листьев *Holkopitys* присутствуют не просто 2 устьичные полосы внутри одной УЗ, а 2 отдельные УЗ, разделенные участком клеток основной эпидермы. Это необычно для *Sciadopityaceae*, однако расположение обеих УЗ внутри одной борозды, не встречающееся, по-видимому, у других групп хвойных, позволяет отнести *Holkopitys* к данному семейству.

Эуфиллы современного *Sciadopitys verticillata* могут иметь 2—4 полосы устьиц на нижней поверхности (Lemoine-Sébastian, 1972). По нашим наблюдениям, они обычно образуют единую УЗ, в пределах которой чередуются области эпидермы с устьицами и безустьичные участки, образуя неправильной формы полосы.

У сростных листьев *Sciadopitys* УЗ, строго говоря, находится не на нижней поверхности, а проходит по верхнему краю каждого из 2 сросшихся листьев. Тем не менее, судя по нормальному ее положению у эуфиллов, это явление вторично.

У листьев *S. verticillata* обнаруживается четкая корреляция между числом жилок и числом устьичных полос. Сростные листья, имеющие 2 жилки, обладают одной устьичной полосой в борозде на нижней поверхности листа, в то время как у эуфиллов, имеющих только одну жилку, устьица иногда (хотя и не в большинстве случаев) расположены по бокам от нее, образуя 2 полосы. В этой связи существует точка зрения (Bose, Manum, 1990, 1991 и др.), согласно которой появление одной УЗ связано со сложными процессами перераспределения положения устьиц, вызванными появлением в листе 2 жилок.

Между тем, после находок остатков побегов некоторых мезозойских сциадопитисовых, стало очевидно, что у большинства известных ископаемых видов этой группы не было сростных листьев, хотя во всех случаях (кроме *Holkopitys*) присутствовала одна УЗ. Для объяснения этой особенности Bose и Manum (1991) предполагают наличие в листьях мезозойских видов 2 или более жилок, вызвавших перераспределение положения устьиц, сходное с тем, которое, по мнению этих авторов, имело место у *Sciadopitys*. Bose и Manum не обсуждают возможного происхождения этих дополнительных жилок, однако можно было бы предположить, что это состояние отражает более раннюю стадию эволюции листа хвойных. В этом случае сохранение нескольких устьичных полос у части видов представляет собой также архаичный признак.

Тем не менее вопрос о наличии нескольких жилок в листьях большинства мезозойских видов *Sciadopityaceae* (за исключением видов самого рода *Sciadopitys*) нам представляется не вполне разрешенным. Если предполагать вслед за Bose и Manum (1991), что жилки располагались в промежутках между устьичными полосами, число жилок, например, у *Mirovia szaferi* (с ее 10 устьичными полосами) достигало бы 9. Трудно представить себе наличие такого количества жилок в листе шириной менее 3 мм.

В этой связи представляют интерес факты, наблюдаемые у представителей близкого к сциадопитисовым сем. *Taxodiaceae*. Как мы уже упоминали, у линейных листьев *Taxodium distichum* вместо 2 обычных полос устьиц (представляющих собой 2 УЗ) изредка может образовываться 1. Листья других таксодиевых также изредка обнаруживают некоторые видоизменения нормального состояния; особенно часто полосы устьиц сливаются в верхней или нижней части листа — *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buchholz, *Glyptostrobus pensilis* (Staunton) C. Koch и др. (Свешникова, 1963а). Все эти преобразования осуществляются, очевидно, без изменения числа жилок.

Сходные особенности наблюдаются и у ювенильных листьев современного *Sciadopitys verticillata*, где при наличии одной жилки строение эпидермы, как мы уже отмечали, существенно варьирует — от присутствия 2 УЗ, отделенных участками основной эпидермы, до образования 1 УЗ.

Таким образом, вероятно, нет достаточных оснований предполагать присутствие в листьях сциадопитисовых (за исключением сростных листьев *Sciadopitys*) 2 или нескольких жилок. Образование одной устьичной зоны у этой группы хвойных, по-видимому, было связано с иными причинами. Тип организации эпидермы листа, встречающийся у *Taxodiaceae* лишь эпизодически, здесь по каким-то причинам закрепился в качестве постоянного. При этом наличие нескольких полос устьиц у обоих видов *Tritaenia*, у *Mirovia szaferi* и других видов сциадопитисовых, вероятно, является просто одним из вариантов расположения устьиц в пределах УЗ.

Как уже отмечалось, листья сциадопитисовых гипостоматны, т. е. устьица располагаются только на нижней стороне листа. У видов *Mirovia florinii*, *M. ineffecta*, *Oswaldheeria arctica* и *O. hallei* описаны, однако, единичные случаи амфистоматности. Единичные листья *Mirovia florinii* и *Oswaldheeria hallei* несут на своей верхней поверхности небольшое количество устьиц, а у 2 других видов отмечено по одному устьицу на одном единственном листе (Bose, Manum, 1990).

В систематике группы широко используется тип ориентации устьичных щелей относительно оси листа (параллельная, косая или перпендикулярная).

Характер клеток основной эпидермы. Листья разных видов *Sciadopityaceae* различаются по форме клеток основной эпидермы. У одной части видов имеются, как правило, более короткие клетки, длина которых в 2—4 раза больше ширины, а у другой — более вытянутые клетки, длина которых в 3—5 и более раз превышает ширину.

Характер краев устьичной борозды. У видов родов *Sciadopitys*, *Mirovia*, *Holkopitys* и *Sciadopityoides* УЗ погружена в борозду, края которой, образованные сильно кутинизированными клетками, обычно нависают над боковыми участками УЗ.

УЗ в родах *Oswaldheeria* и *Tritaenia* внешне не отделена от основной эпидермы. Клетки последней на поверхности листа просто сменяются более тонкостенными и мелкими клетками УЗ. У *Tritaenia crassa* иногда наблюдается начало процесса образования борозды: края УЗ слегка приподнимаются, в редких случаях сильно кутинизируясь. Однако они не достигают степени выраженности краев борозды у *Sciadopitys*, *Mirovia*, *Holkopitys* и *Sciadopityoides*.

Большое систематическое значение имеет наличие или отсутствие папилл по краям борозды, а также их густота и различие в размерах.

Характер побочных и замыкающих клеток устьиц. У видов всех родов, за исключением *Sciadopitys*, число побочных клеток устьиц колеблется от 4 до 8; обычно их 5 или 6.

Строение устьичного аппарата известно у 3 видов рода *Sciadopitys*. Устьица, расположенные на сростных листьях *S. verticillata*, имеют 9—13(14) побочных клеток, у *S. tertiaria* и *S.* sp. 2 их 10—12. Однако устьица у чешуевидных листьев современного вида имеют 4—9 побочных клеток (Свешникова, 1963а), у ювенильных листьев — 6—8 (Lemoine-Sébastian, 1972). Таким образом, хотя сростные листья *Sciadopitys* резко выделяются по числу побочных клеток устьиц, его эуфиллы сопоставимы в этом отношении с листьями мезозойских видов.

У части видов *Sciadopityaceae* (*Mirovia ineffecta*, *M. lagerheimii*, *M. swetlanae*, *M. szaferi*, *Oswaldheeria hallei*, *O. latiuscula*, *Sciadopityoides ukrainensis*, *Tritaenia crassa* и *T. linkii*) стенки побочных клеток устьиц, прилежащие к замыкающим клеткам, более кутинизированы и могут образовывать кольцо вокруг устьичной щели. По степени кутинизации могут различаться также замыкающие клетки устьиц у разных видов. Так, заметная кутинизация замыкающих клеток отмечена у *Mirovia*

capbohemanensis, *M. szaferi*, *Oswaldheeria arctica*, *O. hallei*, *Sciadopityoides ikorfatensis*, *S. microphylla*, *Tritaenia crassa* и *T. linkii*.

Систематическое значение имеет также наличие или отсутствие папилл на побочных клетках.

Характер папилл. За исключением *Oswaldheeria hallei*, *O. scotica*, «*Sciadopitys*» *neosibirica* и *Tritaenia crassa*, папиллы у которых не известны, большинство видов *Sciadopityaceae* характеризуется наличием простых цилиндрических папилл, отличающихся преимущественно по размеру. У нескольких меловых видов в пределах рода *Sciadopityoides* (*S. brevifolia*, *S. ikorfatensis*, *S. microphylla* и *S. uralensis*) папиллы ветвистые.

Особое строение папилл отмечено также у среднеюрского *Sciadopityoides ukrainensis*. По краям борозды они образованы вздувшимися терминальными концами 2 соседних клеток.

Распределение рассмотренных выше признаков в пределах семейства показано в таблицах 2 и 3.

Заключение

При анализе морфологического разнообразия, наблюдаемого в пределах сем. *Sciadopityaceae*, обращает на себя внимание крайне мозаичное распределение признаков эпидермы листа. Фактически невозможно выделить группы видов, в которых выдерживался бы определенный комплекс черт. Даже такие особенности, как тип основания листа и наличие или отсутствие погруженности устьичной зоны в борозду, положенные Bose и Manum (1990, 1991) в основу выделения родов *Mirovia*, *Oswaldheeria*, *Sciadopityoides* и *Tritaenia*, не коррелируют с какими-либо эпидермальными признаками. Вместе с тем выделение этих 4 родов, охватывающих бóльшую часть видов семейства, не вызывает у нас возражений.

Более специфичны признаки родов *Holkopitys* (своеобразное строение устьичной борозды) и *Sciadopitys* (ложномутовчатое строение побегов и сростные листья).

Следует отметить значительную близость представителей *Sciadopitys* и остальных видов семейства по особенностям строения эпидермы листа. При этом в отличие от сростных листьев, эуфиллы у *Sciadopitys* практически не отличаются от листьев остальных родов семейства (также эуфиллов) по размеру и количеству побочных клеток устьиц.

Особое строение побега у *Sciadopitys* позволяет выделить этот род в состав отдельного подсем. *Sciadopityoideae*, противопоставленного подсем. *Tritaenioideae*, характеризующемуся наличием простых побегов. Между тем объем последнего не вполне ясен. Как уже отмечалось, округлое основание листа у *Sciadopityoides* и *Tritaenia* позволяет говорить о непосредственном прикреплении листьев к побегу у этих родов. Что же касается представителей родов *Mirovia*, *Oswaldheeria* и *Holkopitys*, то суженное основание листа у этих видов не позволяет судить о способе расположения листьев на побеге. Таким образом, хотя у *Mirovia groenlandica* и, возможно, у *Oswaldheeria hallei* известны простые побеги со спирально расположенными листьями, нет никаких свидетельств в пользу того, что такое же строение побегов было свойственно и остальным видам этих родов. Так, сростные листья современного *Sciadopitys verticillata*, будучи найденными изолированно в мезозойских отложениях, были бы отнесены к роду *Mirovia* на основании наличия устьичной борозды и суживающихся оснований листьев. В этой связи выделение подсемейств в пределах *Sciadopityaceae* до тех пор, пока не будет установлено листорасположение у большей части видов родов *Mirovia* и *Oswaldheeria*, нам кажется преждевременным.

В заключение мы выражаем искреннюю благодарность Л. Н. Абрамовой, М. П. Долуденко, А. И. Киричковой и В. А. Самылиной, любезно предоставившим нам возможность ознакомиться с образцами описанных ими видов сциадопитисовых.

ТАБЛИЦА 2

Признаки морфологии листа сциадопитисовых

Виды*	Побеги	Короткие листья	Длина, мм**	Ширина, мм**	Основанис листа	УЗ погружена в борозду	Борозда на верхней поверхности листа
Holkopitys hoegii	?	—	15—20 (?)	2—3	Суженное	+	—
Mirovia capbohemanensis	?	+	8—15; 2.5—6.5	1.5—3; 2—3	»	+	—
M. florinii	?	+	7—15(> 20); 3—5.5	1.5—4; 1.5—2.5	»	+	—
M. groenlandica	Простые	—	(3.2)7—10(12)	2—3	»	+	—
M. ineffecta	?	+	10—20(?); 4.5	1.5—2; 2	»	+	—
M. lagerheimii	?	—	10—15	2—2.5	»	+	+
M. persulcata	?	—	> 50	2—3	»	+	—
M. swetlanae	?	—	> 40	2.5—5	»	+	—
M. szaferi	?	—	(5)10—14(20)	2 (1.6—3.5)	»	+	+
Oswaldheeria arctica	?	+	8—15(22); 3—5	1.5—2.5; 1—2.5	»	—	Иногда
O. hallei	Простые (?)	+	10—20; 4—6	1.5—3; 1.5—2.5	»	—	Иногда
O. latiuscula	?	—	> 50	2.5—5	»	—	—
O. macrophylla	?	—	50	3—5	»	—	+
O. samyliniae	?	—	> 40	3—7	»	—	—
O. scotica	?	—	90	1.5—2	»	—	—
O. sp.	?	—	> 10(?)	1.5—1.8	»	—(?)	?
Sciadopityoides arctica	?	—	15—20	< 3	Широкое	+	—
S. brevifolia	?	—	5—10	4	»	+	—
S. crameri	Простые (?)	+	7—18; 2—3	1—1.5(> 2); 1—1.5	»	+	Иногда
S. ikorfatensis	?	+	13—18; 3—6	2—3; 1.5—2.5	»	+	—
S. microphylla	Простые	+	10—14(20); 2—5	(1.5)2—2.5(4.6); 2—2.5	»	+	Иногда
S. nathorstii	Простые (?)	—	40—50(?)	1—2(2.5)	»	+	—
S. ukrainensis	?	—	30—40(?)	14	»	+	—
S. uralensis	?	—	> 15	1.5—2.5	»	+	+
S. variabilis	?	—	(6)12—15(24)	(1)2—2.5(3)	»	+	—
S. sp.	?	—	> 17	1.5—2	?	+	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды*	Побеги	Короткие листья	Длина, мм**	Ширина, мм**	Основание листа	УЗ погружена в борозду	Борозда на верхней поверхности листа
Sciadopitys canadensis	Ложномутовчатые	+	60—160; 1—3	2—5; ?	Суженное	+	?
S. cretacea	?	—	?	2—2.25	?	+	—
S. shiragica	?	—	40—60	1.5—2	Суженное	+	?
S. tertiaria	?	—	> 30	> 4	»	+	3
S. verticillata	Ложномутовчатые	+	15—180; 1—4	2—4; 1.5—3	?	+	+
S. sp. 1	Ложномутовчатые (?)	—	?	3	?	?	?
S. sp. 2	?	—	40—60	2	Суженное	+	?
S. sp. 3	Ложномутовчатые	—	> 30	3	?	?	?
Tritaenia crassa	Простые (?)	—	10—30	2—4	Широкое	—	Иногда
T. linkii	?	—	15—30	1.5—3	»	—	—
«*Sciadopitys*» *neosibirica*	?	—	> 30	< 4	?	?	—

Примечание. * В табл. 2 не включены виды *Sciadopitys sveshnikoviae* и «*Sciadopitys*» sp. 4, у которых признаки, приводимые в данной таблице, не известны. ** Данные по длинным и укороченным листьям приведены через точку с запятой. «+» — наличие признака, «—» — отсутствие признака.

ТАБЛИЦА 3

Признаки эпидермы листа сциадопитисовых

Виды*	Клетки основной эпидермы	Число устьичных полос**	Папиллы				Ориентация устьичных щелей	Число побочных клеток**
			1	*2*	*3*	*4*		
Holkopitys hoegii	Короткие	2 УЗ	Простые	—	Зонально	—	Продольная или косая	5—6(7)
Mirovia capbohemanensis	Вытянутые	1	»	+	+	—	Перпендикулярная или косая	6 (5—7)
M. florinii	»	1	»	+	+	+	Продольная или косая	6 (5—8)
M. groenlandica	Короткие	1	»	+	—	—	То же	5—7(8)
M. ineffecta	Вытянутые	1	»	+	—	Иногда	» »	6 (5—8)
M. lagerheimii	Короткие	1	»	—	—	»	Беспорядочная	5—6
M. persulcata	»	1	»	+	—	+	Продольная или косая	4—6

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Виды*	Клетки основной эпидермы	Число устьичных полос**	Папиллы				Ориентация устьичных щелей	Число побочных клеток**
			1	2	3	4		
Mirovia swetlanae	Вытянутые	1	Простые	+	—	—	Беспорядочная	6—7
M. szaferi	Короткие	6—10	»	—	—	Иногда	Продольная или косая	4(−6)
Oswaldheeria arctica	»	1	»	—	—	+	?	4—6(7)
O. hallei	»	1(3—5)	—	—	—	—	?	4—6
O. latiuscula	»	1	Простые	—	+	+	?	5—7
O. macrophylla	»	1(3—5)	»	—	+	+	?	(4)5—6(8)
O. samyliniae	»	1	»	—	—	+	?	4—6
O. scotica	Вытянутые	1	—	—	—	—	?	4—5(7)
O. sp.	Короткие	1	—	—	—	—	Продольная	4—6
Sciadopityoides arctica	Вытянутые	1	Простые	+	—	?	?	?
S. brevifolia	Короткие	1	Ветвистые	+	+	?	?	?
S. crameri	»	1	Простые	+	+	—	Перпендикулярная или косая	(5)6—7
S. ikorfatensis	»	1	Ветвистые	+	+	—	Продольная или косая	(5)6—7
S. microphylla	Вытянутые	1	»	+	+	—	Перпендикулярная или косая	6 (5—8)
S. nathorstii	Короткие	1	Простые	+	+	Иногда	Продольная или косая	(5)6—7
S. ukrainensis	Короткие, часто суженные посредине	1	По краям борозды сростные	+	—	—	Беспорядочная	5—7
S. uralensis	Короткие	1	Ветвистые	+	+	+	Перпендикулярная или косая	6—8(9)
S. variabilis	»	1(2—4)	Простые	Обычно отсутствуют	+	Иногда	Беспорядочная	(4)5—6(7)
S. sp.	»	1	»	+	—	—	Косая	6
Sciadopitys tertiaria	Вытянутые	1	»	+	+	+	Продольная	10—12
S. verticillata	»	1; 1—4	»	—	—	+	Продольная или косая	9—13(14); (4)6—8(9)
S. sp. 2	»	1	»	+	+	+ (?)	Продольная	10—12
Tritaenia crassa	Короткие	(1)3	—	—	—	—	Продольная или косая	4—6(7)
T. linkii	»	3(−5)	Простые	—	— (?)	+	Продольная	4—6(8)
«*Sciadopitys*» *neosibirica*	Вытянутые	1	— (?)	— (?)	—	—	Продольная или косая	4—6

Примечание. * В табл. 3 не включены виды *Sciadopitys canadensis*, *S. cretacea*, *S. shiragica*, *S. sveshnikoviae*, *S.* sp. 1, *S.* sp. 3 и «*Sciadopitys*» sp. 4, у которых признаки, приводимые в данной таблице, неизвестны. ** Данные по длинным и по укороченным листьям отделены друг от друга точкой с запятой. *1* — характер папилл; *2—4* — наличие папилл: *2* — у клеток краев устьичной зоны; *3* — у эпидермальных клеток в пределах устьичной зоны; *4* — на побочных клетках устьиц. «+» — наличие признака, «−» — отсутствие признака.

Особую признательность мы выражаем С. Г. Жилину за ценные замечания по вопросам номенклатуры семейства и оформления настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. Н. Новые меловые хвойные севера Средней Сибири // Ежегодник Всесоюзн. палеонтол. о-ва. Л., 1984. Т. 27. С. 210—218.

Киричкова А. И. (Ред.). Фитостратиграфия и флора юрских и нижнемеловых отложений Ленского бассейна. Л., 1985. 223 с.

Красилов В. А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М., 1967. 264 с.

Криштофович А. Н., Принада В. Д. Материалы к мезозойской флоре Уссурийского края // Изв. Всесоюзн. геол.-развед. объединения. 1932. Т. 51. Вып. 22. С. 1—372.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс). СПб., 1996. 192 с.

Самылина В. А. Мезозойская флора нижнего течения Алдана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1963. Вып. 4. С. 57—140.

Самылина В. А. Новые данные о нижнемеловой флоре южного Приморья // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 5. С. 634—645.

Свешникова И. Н. Атлас и определитель современных и ископаемых представителей семейств *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* на основании строения эпидермы листьев // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. Л., 1963а. Вып. 4. С. 205—230.

Свешникова И. Н. Семейство *Sciadopityaceae* // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 1963б. С. 300—400.

Свешникова И. Н. Новый ископаемый род *Sciadopityoides* (*Pinopsida*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 12. С. 1721—1728.

Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. Ископаемые флоры Арктики. Л., 1969. Ч. 1. 129 с.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.; Л., 1956. Ч. 1. 488 с.

Штемпель Б. М. Палеоботаническая характеристика нижнемеловых отложений западной части Приморского угленосного бассейна // Меловая растительность и угли Приморского угленосного бассейна. М.; Л., 1965. С. 5—40.

Bose M. N. Sciadopitytes variabilis n. sp. from the Arctic of Canada // Norsk Geol. Tidsskr. 1955. Vol. 35. P. 53—67.

Bose M. N., Manum S. B. Mesozoic conifer leaves with «*Sciadopitys*-like» stomatal distribution. A re-evaluation, based on fossils from Spitsbergen, Greenland and Baffin Island. Oslo, 1990. 81 p. (Norsk Polarinst. Skr.; Vol. 192).

Bose M. N., Manum S. B. Additions to the family *Miroviaceae* (*Coniferae*) from the Lower Gretaceous of West Greenland and Germany: *Mirovia groenlandica* n. sp., *Tritaenia crassa* (Seward) comb. nov. and *Tritaenia linkii* Mägdefrau et Rudolf emend. // Polar Research. 1991. Vol. 9. N 1—2. P. 9—20.

Florin R. On the geological history of the *Sciadopitineae* // Svensk Bot. Tidskr. 1922. Bd 16. H. 2. S. 260—270.

Halle T. G. Some xerophytic leaf-structures in Mesozoic plants // Geol. fören förhandl. 1915. Bd 37. H. 5. S. 493—520.

Heer O. Die Kreide-Flora der arktischen Zone // K. svenska Vetensk. Akad. Handl. 1874. Bd 12. N 6. S. 1—138.

Johansson N. Neue mesozoische Pflanzen aus Andö in Norwegen // Svensk Bot. Tidskr. 1920. Bd 14. Hf. 2—3. S. 249—257.

Lemoine-Sébastian C. Structures épidermiques chez Sciadopitys et interprétation des organes // Bull. Soc. Bot. Franc. 1972. Vol. 119. P. 61—74.

Manum S. B. Mesozoic *Sciadopitys*-like leaves with observations on four species from the Jurassic of Andøya, Northern Norway, and emendation of *Sciadopityoides* Sveshnikova // Review Paleobot. Palynol. 1987. Vol. 51. P. 145—168.

Ogura Y. On the structure and affinities of some Cretaceous plants from Hokkaido. Second contribution // Jour. Fac. Sci., Imp. Univ. Tokyo. 1932. Sec. 3. Vol. 2. P. 455—484.

Sporne K. R. The Morphology of gymnosperms. 1974. 216 p.

Uemura K. A note on Tertiary *Sciadopitys* (*Coniferopsida*) from Japan // Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo. 1986. Ser. C. Vol. 12. P. 53—59.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 XII 1996

SUMMARY

The family *Miroviaceae* proposed by Bose and Manum (1990) is rejected. All the species of the Mesozoic and Cenozoic conifers with «*Sciadopitys*-like» stomatal distribution are referred to the family *Sciadopityaceae*, consisting of 6 genera (*Holkopitys*, *Mirovia*, *Oswaldheeria*, *Sciadopityoides*, *Sciadopitys* and *Tritaenia*) with at least 33 validly published species.

The distribution and interpretation of the morphological features in the fossil and extant genera of this family are discussed. The presence of two or more veins in the leaves of all the genera, but *Sciadopitys*, is considered to be doubtful, therefore the appearance of the single stomatal band is thought to be caused by some other factors. Some new combinations are made: *Mirovia swetlanae* (Kiritchk.) Hvalj, *Oswaldheeria latiuscula* (Kiritchk.) Hvalj, *O. samyliniae* (Sveshnik.) Hvalj, *Sciadopityoides arctica* (L. N. Abramova) Hvalj, *Sciadopityoides brevifolia* (L.N. Abramova) Hvalj and *Sciadopitys canadensis* (Christophel) Hvalj. The species *Sciadopitytes annularioides* Krysht. et Prynada is considered to be invalidly published.

УДК 582.683.2 (574/575) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 8

© В. В. Бочанцева

РОД *ARABIS* (*BRASSICACEAE*) В СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНЕ

V. V. BOCZANTZEVA. THE GENUS *ARABIS* (*BRASSICACEAE*) IN MIDDLE ASIA AND KAZAKHSTAN

Рассмотрены 13 видов рода *Arabis*, произрастающих в Средней Азии и Казахстане. *A. aucheri* и *A. mindschilkensis* ранее не приводились во флористических сводках для данной территории; у ряда видов уточнено название или распространение.

В результате критического изучения видов рода *Arabis* L. Средней Азии и Казахстана дан перечень видов с указанием первоисточников, наиболее важных синонимов, типов. Географическое распространение приведено в соответствии с формой, принятой в «Определителе растений Средней Азии» (Набиев, 1974). Помимо литературных данных использованы гербарные сборы последних лет, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

1. *Arabis hirsuta* (L.) Scop. 1772, Fl. Carn. ed. 2, 2 : 30; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 183; А. Васильева, 1961, Фл. Казахст. 4 : 221. — *Turritis hirsuta* L. 1753, Sp. Pl.: 666.

Лектотип (Бочанцева, h. l.): «Herb. Linn. № 843. 2» (LINN, photo — LE!).

Казахстан (сев., вост.).

Европа, Кавказ, Западная Азия.

2. *A. borealis* Andrz. ex Ledeb. 1831, Fl. Alt. 3 : 25; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 184; А. Васильева, 1961, Фл. Казахст. 4 : 221.

Лектотип (Бочанцева, h. l.): «Kamtschatka. Kastalsky» (LE!).

Казахстан (сев., вост.).

Сев. Европа; Сев., Центр., Вост., Юго-Вост. Азия.

A. borealis и *A. hirsuta* наиболее четко отличаются друг от друга характером опушения стеблей: у *A. borealis* стебель (особенно внизу) опушен преимущественно 2—3-раздельными на ножках волосками, а у *A. hirsuta* — преимущественно простыми. Выявление названных отличительных признаков позволило существенно уточнить распространение этих 2 видов. Ареал *A. hirsuta* вопреки «Флоре СССР» (Буш, 1939) не захватывает Сибирь и Дальний Восток. Ареал *A. borealis* простирается на юг и юго-восток далее, чем указано во «Флоре СССР», охватывая не только Сибирь, Дальний Восток, Монголию, но и север Средней Азии, Китай, п-ов Корея, Японию.

3. *A. pendula* L. 1753, Sp. Pl.: 665; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 181; А. Васильева. 1961, Фл. Казахст. 4 : 220, табл. 28, рис. 4; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии. 4 : 86.

Лектотип (Бочанцева, h. l.): «Sibiria. Herb. Linn. № 842. 13», (LINN, photo — LE!).

Казахстан (всюду, кроме зап.), Ср. Азия (Тянь-Шань: центр., зап.).

Юго-Вост. Европа; Сев., Центр., Вост., Юго-Вост. Азия.

4. *A. auriculata* Lam. 1783, Encycl. Méth. Bot. 1 : 219; Н. Буш, 1939, Фл. СССР. 8 : 185, табл. 10, рис. 2; Васильченко, 1948, Фл. Туркмен, 3 : 195; Бочанцев и Введенский, 1955, Фл. Узбек. 3 : 103; Никитина, 1955, Фл. Кирг. ССР, 6 : 183. табл. 20, рис. 4; А. Васильева, 1961, Фл. Казахст. 4 : 222, табл. 28, рис. 6; Titz, 1973. Österr. Bot. Zeitschr. 121, 1—2: 123; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 86: Юнусов, 1978, Фл. Тадж. ССР, 5 : 80, табл. 9, рис. 1. — *A. recta* Villars, 1788, Hist. Pl. Dauph. 3 : 319, tab. 37; Breistroffer, 1946, Bull. Soc. Bot. Fr. 93, 9 : 333. — *A. montbretiana* Boiss. 1842, Ann. Sci. Nat. ser. 2, 17 : 53; Н. Буш, 1939, цит. соч.: 184; Васильченко, 1948, цит. соч.: 195; Бочанцев и Введенский, 1955, цит. соч.: 102: А. Васильева, 1961, цит. соч.: 222, табл. 28, рис. 5; Набиев, 1974, цит. соч.: 86: Юнусов, 1978, цит. соч.: 79, табл. 9, рис. 2. — *Sisymbrium sewerzowii* Regel, 1870. Bull. Soc. Nat. Moscou, 42, 1 : 274. *Arabis sogdiana* Kom. 1986, Тр. Петерб. о-ва естествоисп. Отд. бот. 26 : 89. — *A. nova* auct. non Villars (1779): Breistroffer, 1946. Bull. Soc. Bot. Fr. 93, 9 : 333; Hedge, 1968, Fl. Iran. 57 : 203.

Описан из южной Франции («Départment Isèry»). Тип: (P).

Казахстан (южн.); Ср. Азия (Тянь-Шань: центр., зап., Памиро-Алай, Копетдаг. Бадхыз).

Европа; Юго-Зап., Зап. Азия; Сев. Африка.

M. Breistroffer (1946) высказал мнение, что *A. auriculata* Lam. (Lamark, 1783) идентичен ранее описанному *A. nova* Villars (1779) и должен считаться его синонимом. С тех пор многие систематики стали называть рассматриваемое растение *A. nova*. Однако позднее W. Titz (1973), тщательно изучив литературу и исследовав гербарные материалы (в том числе типы видов), убедительно доказал, что *A. nova* — особый европейский вид, четко отграниченный от *A. auriculata*, в частности более длинными стручками (до 55 мм, а не до 45 мм) и их ножками (до 12 мм, а не до 5 мм). В то же время *A. recta* Villars (Villars, 1788), по мнению Titz (1973), должен быть помещен в синонимы *A. auriculata*, а не рассматриваться, согласно Breistroffer (1946) в качестве самостоятельного вида.

A. auriculata — очень широко распространенный и полиморфный вид, поэтому он многократно заново описывался под другими названиями (Titz, 1973). Но эти названия довольно быстро признавались его синонимами. Вероятно, дольше всего ботаники тщетно пытались отличить *A. montbretiana* Boiss. (Boissier, 1842) от *A. auriculata*. Но и это название было признано синонимом *A. nova* (Hedge, 1968), а теперь вошло в число синонимов *A. auriculata* (Titz, 1973).

5. *A. aucheri* Boiss. 1842, Ann. Sci. Nat. ser. 2, 17 : 52; Бочанцев, 1980, Нов. сист. высш. раст. 17 : 139.

Тип: «Syria, Aleppo, Aucher, № 97» (G).

Ср. Азия (Памиро-Алай: юго-зап.).

Юго-Зап., Зап. Азия.

A. aucheri был найден в Средней Азии только однажды, на юге Узбекистана, в горах юго-западного Памиро-Алая (Кашкадарьинская обл., окр. кишлака Лянгар).

6. *A. tibetica* Hook. f. et Thoms. 1861, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 5 : 143: Бочанцев, 1957, Бот. мат. (Ленинград), 18 : 105; Никитина, 1970, Фл. Кирг. ССР, дополн. 2 : 10; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 87; Юнусов, 1978, Фл. Тадж.

ССР, 5 : 82, табл. 9, рис. 3. — *A. tibetica* Hook. f. et Thoms. var. *typica* Kom. 1896, Тр. Петерб. о-ва естествоисп. Отд. бот. 26 : 89.

Синтип: «Tibet occidentalis, regio alpina, alt. 10 000—16 000 ped. T. Thomson» (LE!).

Ср. Азия (Тянь-Шань: зап.; Памиро-Алай).

Зап., Южн. (Кашмир, Тибет) Азия.

7. *A. tianschanica* Pavl. 1954, Вестн. АН КазССР, 8 : 130; А. Васильева, 1961, Фл. Казахст. 5 : 497; Набиев, 1974, 1961, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 87. — *A. caucasica*, auct. non Willd.: Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 194, p. p.; Васильченко, 1948, Фл. Туркм. 3 : 194, p. p.; Набиев, 1974, цит. соч.: 88; Гудкова, 1985, Опред. раст. Туркмен. 3 : 124; Никитин, Гельдиханов, 1988, Опред. раст. Туркмен.: 254.

Тип: «Южно-Казахстанская обл., Бастандыкский р-н, Пскемский хребет, в ущелье Испай-сай, на каменистых склонах, 3 IX 1953, О. У. Лушпа» (АА).

Ср. Азия (Тянь-Шань: западный; Копетдаг).

Эндемик.

Долгое время растения этого вида из Западного Тянь-Шаня и Копетдага относили к *A. caucasica* (Н. Буш, 1939; Васильченко, 1948).

Н. В. Павлов (1954) описал образцы из Западного Тянь-Шаня под названием *A. tianschanica*, мотивировав это только тем, что среди западнотяньшанських видов рода нет растений, подобных *A. caucasica*. *A. tianschanica* был принят исследователями (Васильева, 1961; Набиев, 1974). Копетдагские же растения продолжали называть A. caucasica (Набиев, 1974; Гудкова, 1985; Никитин, Гельдиханов, 1988). Однако при сравнении западнотяньшанських и копетдагских образцов выяснилось, что они по всему комплексу характеризующих их признаков принадлежат к одному виду, невзирая на разрыв ареала.

A. tianschanica очень хорошо отличается от *A. caucasica* по следующим признакам: 1) это однолетник (а не многолетник, как *A. caucasica*); 2) высота растения достигает 65 см (а не 40 см); 3) соцветие метельчатое олиственное (а не обычно кистевидное, безлистное); 4) стебли и цветоножки опушенные (а не чаще голые стебли и всегда голые цветоножки); 5) лепестки 8.5—9.5 мм дл. и 2—3.5 мм шир. (а не 13—15 мм дл. и 6—7 мм шир.); 6) чашелистики 3—4.5 мм дл. (а не 6 мм дл.); 7) стручки 6.3—6.8 см дл. и 1.4—1.5 мм шир. (а не 4.6—5.2 см дл. и 1.8—2 мм шир.) и т. д.

Перечисленные здесь и некоторые другие особенности среднеазиатских растений свидетельствуют об их близости к другому виду рода — *A. alpina* L., причем отличия их от *A. alpina* не так отчетливы, как от *A. caucasica*.

A. alpina достигает 38 см выс., а не 65, как *A. tianschanica*. Обычно он имеет кистевидное соцветие, а если метельчатое, то с 3—4 ветвями, тогда как у *A. tianschanica* соцветие метельчатое, довольно часто с 7—8 ветвями. У *A. alpina* стебель, ось соцветия, его ветви и цветоножки чаще всего бывают совершенно голыми или частично опушенными и сравнительно редко полностью опушенными, а у *A. tianschanica* все эти органы постоянно опушенные. Помимо того, *A. alpina* распространен в горах Центральной и Юго-Западной Европы, в европейской и западносибирской Арктике, а также в арктических районах Северной Америки (Гренландия, Канада), т. е. очень далеко от *A. tianschanica*. Все это позволяет считать *A. tianschanica* самостоятельным видом, близким к *A. alpina*.

8. *A. fruticulosa* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 19; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 185; А. Васильева, 1961, Фл. Казахст. 4 : 222, табл. 28, рис. 7, 7а; Бочанцев, 1968, Нов. сист. высш. раст. 5 : 144; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 87; Юнусов, 1978, Фл. Тадж. ССР, 5 : 82, табл. 9, рис. 4, 5; Бочанцев, 1987, Нов. сист. высш. раст. 24 : 100. — *Koeiea altimurana* Rech. f. 1968, Fl. Iran. 57 : 248, tab. 21, fig. 2.

Лектотип: (Бочанцева, 1968): «In rupestribus montium Kurtschum pr. Nabaty, 10 VI 1826, fr., C. A. Meyer» (LE!).

Казахстан (сев., вост.), Ср. Азия (Тянь-Шань: зап.; Памиро-Алай).
Зап., Сев., Вост., Центр. Азия.

9. *A. karategina* Lipsky, 1900, Тр. Петерб. Бот. сада, 18, 1 : 5; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 187, табл. 10, рис. 3; Бочанцев и Введенский, 1955, Фл. Узбек. 3 : 104; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 87; Юнусов, 1978, Фл. Тадж. ССР, 5 : 84, табл. 9, рис. 7.

Лектотип (Бочанцева, h. l.): «Бухара. Каратегин. Гориф, 7200, 5 VIII 1896, № 297, В. Липский» (LE!).

Ср. Азия (Памиро-Алай).

Эндемик.

10. *A. kokanica* Regel et Schmalh. 1881, Изв. О-ва любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 2; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 187, табл. 10, рис. 4; Бочанцев и Введенский, 1955, Фл. Узбек. 3 : 103; Никитина, 1955, Фл. Кирг. ССР, 6 : 183, табл. 20, рис. 2; А. Васильева, 1961, Фл. Казахст. 4 : 224, табл. 28, рис. 7; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 87; Юнусов, 1978, Фл. Тадж. ССР, 5 : 83, табл. 9, рис. 6.

Тип: «Кокандское ханство. Перевал Джиптык, 22 VI 1871, О. Федченко» (LE!).

Казахстан (южн.), Ср. Азия (Тянь-Шань: зап.; Памиро-Алай).

Эндемик.

11. *A. kamelinii* Botsch. 1978, Фл. Тадж. ССР, 5 : 626; Юнусов, 1978, Фл. Тадж. ССР, 5 : 84.

Тип: «Таджикистан. Бадахшан. Окрестности г. Хорога, восточная часть города по пути в Хорогский ботсад, скалы над городом, 27 VI 1966, Р. Камелин» (LE!).

Ср. Азия (Памиро-Алай: вост.).

Эндемик.

12. *A. popovii* Botsch. et Vved. 1948, Бот. мат. (Ташкент), 12 : 7; Бочанцев и Введенский, 1955, Фл. Узбек. 3 : 104; А. Васильева, 1961, Фл. Казахст. 4 : 225; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 88.

Тип: «Западный Тянь-Шань. В трещинах известняковых скал гор Каржантау, в долине Акташ, 14 V 1928, Попов и Введенский» (TAK).

Казахстан (южн.), Ср. Азия (Тянь-Шань: зап.).

Эндемик.

13. *A. mindshilkensis* Bajt. et Myrz. 1983, Бот. мат. (Алма-Ата), 13 : 33.

Тип: «Тянь-Шань, хр. Каратау, массив Мынжилки, трещины скал, 27 VI 1975, П. Мырзакулов» (AA — утерян?).

Казахстан (южн).

Эндемик.

Поскольку у *A. mindshilkensis* тип утерян, обсуждать вопрос об отличительных особенностях этого растения невозможно. Поэтому вопрос о самостоятельности вида будет решен только после того, как будут найдены его достоверные образцы.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАЗАХСТАНСКИХ И СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *ARABIS*

1. Однолетники или двулетники . . . . 1.
+ Многолетние травы или полукустарники . . . . 8.
2. Стручки прижаты к оси соцветия . . . . 3.
+ Стручки отклоненные от оси соцветия . . . . 4.
3. Стебли внизу опушенные преимущественно простыми волосками . . . . 1. *A. hirsuta.*
+ Стебли внизу опушенные преимущественно 2—3 раздельными на ножках волосками . . . . 2. *A. borealis.*

4. Стручки повислые . . . . 3. *A. pendula.*
\+ Стручки косо вверх направленные . . . . 5.
5. Плодоножки одинаковой толщины со стручками . . . . 6.
\+ Плодоножки тоньше стручков . . . . 7.
6. Стеблевые листья полустеблеобъемлющие, с ушками в основании . . . . 4. *A. auriculata.*
\+ Стеблевые листья сидячие, с закругленным основанием . . . . 5. *A. ausheri.*
7. Стеблевые листья к основанию суженые, без ушек . . . . 6. *A. tibetica.*
\+ Стеблевые листья полустеблеобъемлющие с ушками в основании . . . . 7. *A. tianschanica.*
8. Полукустарник . . . . 8. *A. fruticulosa.*
\+ Многолетние травы . . . . 9.
9. Листья и стебли опушенные крупными волосками, только ветвистыми или ветвистыми и простыми . . . . 10.
\+ Листья голые. Стебли голые или рассеянно опушенные очень мелкими простыми оттопыренными волосками . . . . 12.
10. Стебли с 2—6 листьями . . . . 9. *A. karategina.*
\+ Стебли безлистные или иногда с одним листом . . . . 11.
11. Стебли и листья опушены крупными ветвистыми волосками с примесью крупных простых волосков в основании стеблей, а также по краям листьев и особенно по краям их черешков . . . . 10. *A. kokanica.*
\+ Стебель и листья опушены очень мелкими ветвистыми волосками . . . . 11. *A. kamelinii.*
12. Стебли облиственные, рассеянно опушенные очень мелкими простыми оттопыренными волосками . . . . 12. *A. popovii.*
\+ Стебли безлистные, голые . . . . 13. *A. mindshilkensis.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Критические заметки о крестоцветных, 6 // Нов. сист. высш. раст. 1968. С. 140—146.

Буш Н. А. Резуха — *Arabis* L. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 8. С. 172—197.

Васильева А. Н. Резуха — *Arabis* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 5. С. 497—498.

Васильченко И. Т. Резуха — *Arabis* L. // Флора Туркмении. Ашхабад, 1948. Т. 3. С. 194—196.

Гудкова Е. П. Резуха — *Arabis* L. // Определитель растений Туркменистана. Ашхабад, 1985. Т. 3. С. 124—125.

Набиев М. М. Резуха — *Arabis* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 85—88.

Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркменистана. Л., 1988. 680 с.

Павлов Н. В. Новые растения Казахстанской флоры // Вестн. АН Каз. ССР (Алма-Ата). 1954. Т. 8. С. 127—135.

Boissier E. Plantae Aucherianae orientales enumeratae, cum novarum specierum descriptione // Ann. Sci. Nat. (Paris). 1842. Ser. 2. Vol. 14. P. 45—90.

Breistroffer M. Contribution á l'étude des plantes vasculaires du Dauphiné. 2e partie // Bull. Soc. Bot. France, 1946. T. 93. N 9. P. 327—335.

Hedge I. Tribus *Arabideae* // Flora Iranica. Craz; Austria, 1968. N 57. P. 193—218.

Lamark J. B. Encyclopédie méthodique. Botanique. Paris, 1783. Vol. 1. 752 p.

Titz W. Nomenklatur, Chromosomenzahlen und Evolution von *Arabis auriculata* Lam., *A. nova* Vill. und *A. verna* (L.) R. Br. (*Brassicaceae*) // Österr. Bot. Zeischr. 1973. Bd 121. H. 1—2. S. 121—131.

Villars D. Prospectus de l'histoire des plantes de Dauphiné. Grenoble, 1779.

Villars D. Histoire des Plantes de Dauphiné. Grenoble, 1788. Vol. 3. 1091 p.

Санкт-Петербургский
государственный
университет

Получено 11 VII 1997

УДК 582.796 (479) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 8

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *MALVACEAE* КАВКАЗА

G. L. MENITSKY. CONSPECTUS OF THE CAUCASIAN *MALVACEAE* SPECIES

Приведен обзор видов сем. *Malvaceae* с указанием синонимики, типов и географического распределения в соответствии с принятым для «Конспекта флоры Кавказа» стандартом, дан ключ для их определения.

В настоящей работе представлен список кавказских видов сем. *Malvaceae* Juss. по системе, принятой во «Флоре СССР» (Ильин, 1949а), с небольшими изменениями. Указания на распространение и типы приведены по материалам Кавказского гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и литературным источникам, перечень которых дан в библиографии. Цитация, синонимика и данные о географическом распространении даются в соответствии с ранее использованной формой (Меницкий, 1991).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Плод — 5-гнездная коробочка, раскрывающаяся 5 створками (tribus *Hibisceae* Reichenb.) . . . . 2.
— Плод распадается на отдельные плодики (мерикарпии) (tribus *Malveae*) . . . . 3.
2. Плод сверху не сжатый, с многосемянными гнездами . . . . 1. *Hibiscus* L.
— Плод сверху сжатый, с 1-семянными гнездами . . . . . . 2. *Kosteletzkya* C. Presl.
3. Подчашие не развито, плодики наверху с шипами . . . . 4.
— Подчашие развито, плодики без шипов . . . . 5.
4. Плод распадается на 3—9-семянные плодики . . . . 3. *Abutilon* Hill.
— Плод распадается на 1-семянные плодики . . . . 4. *Sida* L.
5. Листочки подчашия цельнокрайные . . . . 6.
— Листочки подчашия (3, реже 4—5) зубчатые, как бы сросшиеся из нескольких листочков; невысокое щетинисто опушенное растение . . . . 10. ×*Malvalthaea* Iljin.
6. Подчашие из 2—3 свободных листочков . . . . 7.
— Подчашие из 3—9 сросшихся (хотя бы при основании) листочков . . . . 8.
7. Лепестки на верхушке выемчатые; плодики не вздутые . . . . 5. *Malva* L.
— Лепестки на верхушке без выемки; плодики вздутые; мягковолосисто опушенное растение . . . . 6. *Malvella* Jaub. et Spach.
8. Листочков подчашия 3, широких . . . . 7. *Lavatera* L.
— Листочков подчашия 6—11 . . . . 9.
9. Листочков подчашия 6—7, широких; цветки более 3 см дл. . . . . 8. *Alcea* L.
— Листочков подчашия 8—11, линейных, сросшихся только при основании; цветки до 2 см дл. . . . . 9. *Althaea* L.

Tribus 1. *Hibisceae* Reichenb.

1. *Hibiscus* L.

1. Кустарники; цветки красно-сиреневые, более 4 см дл. . . . . 1. *H. syriacus* L.
— Травянистые растения . . . . 2.
2. Многолетники; цветки розовые, 5—6 см дл. . . . . 2. *H. ponticus* Rupr.
— Однолетники; цветки желтые, лепестки при основании красно-фиолетовые, до 3 см дл. . . . . 3. *H. trionum* L.

1. *H. syriacus* L. 1753, Sp. Pl.: 695.
Описан из Сирии.

ЗЗ: Абх.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; Т. Культивируется по всему Кавказу и дичает.

Юго.-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап., Южн. и Вост. Азия.

2. *H. ponticus* Rupr. 1869, Fl. Cauc.: 251. — *H. roseus* auct. non Thore: Воронов, 1910, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 7 : 132.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «Transcaucasia occident. Guria. Infer Poti et Nicolai, non longe ab ossio fl. Supsa ad pontem pr. Supski Post, 19 Sept. 1861, Ruprecht» (LE!).

ЗЗ: Абх., Рион.-Квир., Адж.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Шхиян, 1962 : 154, карта 179).

Эндемик.

3. *H. trionum* L. 1753, Sp. Pl.: 697.

Описан по материалам из Италии и Африки.

ЗК: Уруп-Теб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Н.Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Н. Кур.; ЮЗ: Ерев., Нах., Ю. Караб.

Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр. (Галушко, 1980 : 218; Танфильев, Кононов, 1987 : 70); ВК: Ассо-Арг., Кубин. (Галушко, 1980 : 218; Кулиев, 1955 : 239); ЗЗ: Туап.-Адл., Рион.-Квир.; ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар., Занг., Мегр.-Зан.; Т. (Шхиян, 1962 : 156, карта 179; 1964 : 210; Габриэлян, 1973 : 88).

Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Южн., Юго-Вост. Азия; Африка; Сев. Америка; Австралия.

2. *Kosteletzkya* C. Presl

1. *K. pentacarpa* (L.) Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 439. — *Hibiscus pentacarpos* L. 1753, Sp. Pl.: 697.

Описан из Италии.

Т.

Вост., Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Иран).

Tribus 2. Malveae

3. *Abutilon* Hill

1. *A. theophrasti* Medik. 1787, Kunstl. Gesch. Malv. Fam.: 28. — *Sida abutilon* L. 1753, Sp. Pl.: 685. — *Abutilon avicennae* Gaertn. 1791, Fruct. Sem. Pl. 2 : 251. — *Sida tiliaefolia* Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk. ed. 2 : 55.

Описан из Индии.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк.; ВК: Ассо-Арг., Куб.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н.-Кур.; ЮЗ: Ерев.; Т.

Указан для всех районов Предкавказья (Галушко, 1980 : 215); ВП: Тер.-Сулак. (Шхиян, 1962 : 138, карта 158); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1932 : 58; Кулиев, 1955 : 236; Шхиян, 1964 : 207).

Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Южн. Азия; Сев. Америка; Австралия.

4. *Sida* L.

1. *S. spinosa* L. 1753, Sp. Pl.: 690. — *S. alnifolia* L. 1753, l. c.: 684. — *S. alba* L. 1763, Sp. Pl. ed. 2 : 960.

Описан из Индии.

Указан для ЗЗ: Абх. (Колаковский, 1948 : 139; Шхиян, 1962 : 137; 1964 : 207). Тропические и субтропические области всех материков.

Примечание. В 1990 г. Г. Ю. Конечная обнаружила в Абхазии (окр. с. Мерхеулы, на сорных местах) еще один вид рода *Sida* — *S. rhombifolia* L. Сведений о натурализации этого вида нет.

5. *Malva* L.

1. Цветки в пазухах листьев одиночные; листья пальчато рассеченные . . . . 1. *M. aegyptia* L. aggr.
— Цветки в пазухах листьев в пучках; листья лопастные . . . . 2.
2. Лепестки до 2.5 см дл., в 4 и более раз длиннее чашечки; цветоножки до 5 см дл.; листочки подчашия от ланцетных до яйцевидных; чашечка опушена звездчатыми и простыми волосками; плодики морщинистые . . . . 2. *M. sylvestris* L.
— Лепестки менее 2 см дл., не более чем в 2—3 раза превышают доли чашечки . . . . 3.
3. Плодики гладкие; лепестки в 2—3 раза длиннее долей чашечки, 1—2 см дл.; цветоножки 2—3(5) см дл.; чашечка опушена звездчатыми волосками; листочки подчашия от узколанцентных до линейных . . . . 3. *M. neglecta* Wallr.
— Плодики морщинистые; лепестки равны долям чашечки или не более чем в 2 раза их превышают, обычно около 1 см дл.; цветоножки до 1.5 см дл. . . . . 4.
4. Стебли и доли чашечки звездчато опушенные; листочки подчашия линейные; лепестки почти равны чашечке . . . . 4. *M. parviflora* L.
— Стебли голые или с 2—4-разветвленными кустовидными волосками; доли чашечки голые и только по краю длиннощетинистые (щетинки на бугорках) . . . . 5.
5. Листочки подчашия от широколанцетных до яйцевидных; доли венчика почти вдвое длиннее чашечки . . . . 5. *M. nicaeensis* All.
— Листочки подчашия линейные; доли венчика мало превышают чашелистики . . . . . 6. *M. pusilla* Sm.

1. *M. aegyptia* L. aggr.

1a. *M. iljinii* I. Riedl, 1976, in Rech. f., Fl. Iran. 120 : 16. — *M. leiocarpa* Iljin, 1923, Бот. Мат. (Ленинград), 4 : 4, non Philippi, 1893. — *M. armeniaca* Iljin, 1923, цит. соч.: 4. — *M. aegyptia* auct. non L.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 62.

Описан по материалам из Азербайджана и Туркмении. Лектотип (Ильин, 1949а : 36): «Gub. et distr. Baku Pr. st. viae ferr. Sumgait in segetis, 15 Maj. 1901, N 8264, Alexeenko» (LE!).

ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Н.Кур., Караб.; ЮЗ: Нах., Ю. Караб.

Указан для ВК: Кубин. (sub *M. armeniaca*, Кулиев, 1955 : 218); ВЗ: Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1932 : 62; Кулиев, 1955 : 218).

Юго-Зап. (Турция, Иран, Ирак, Аравия, Палестина), Ср. Азия.

Примечание. Изучению изменчивости *M. aegyptia* L. s. l. и видовому статусу таксонов этого родства на Кавказе (наряду с видами группы *M. sylvestris*) посвящена статья Э. Ц. Габриэлян (1965), в которой автор не признает видовой самостоятельности описанных М. М. Ильиным видов.

Имевшийся в нашем распоряжении крайне незначительный гербарный материал из египетского участка ареала этого вида не позволил нам сделать окончательного вывода о статусе кавказских таксонов, ввиду чего мы сохраняем *M. leiocarpa* Iljin в агрегате *M. aegyptia* L. Кавказские формы этого таксона отличаются от египетских и балканских менее длинно оттянутыми лопастями чашечки и меньшим опушением их основания. У *M. aegyptia* s. str. преобладают 4-конечные волоски на стебле и голые плоды (но встречаются экземпляры и с короткими сосочками на плодах).

2. *M. sylvestris* L. 1753, Sp. Pl.: 685. — *M. mauritana* L. 1753, l. c.: 689. — *M. sinensis* Cav. 1786, Monad. Class. Diss.: 77. — *M. erecta* C. Presl, 1822, Del. Prag. 1 : 30. — *M. ambigua* Guss. 1828, Fl. Sic. Prodr. 2 : 321. — *M. plebeja* Stev. 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 2 : 325. — *M. erevaniana* Takht. 1940, Add. ad Ind. Sem. horti Erev.: 39. — *M. grossheimii* Iljin, 1949, Бот. журн. СССР, 34, 3 : 280.

Описан из Европы.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир.; Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.Кур.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 215); ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Севан., Дар. (Шхиян, 1962 : 151; Габриэлян, 1973 : 63); для всех районов Грузии (Шхиян, 1964 : 209); для всех районов Азербайджана (Кулиев, 1955 : 218).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия.

Примечание. E. Boissier выделил 2 основные разновидности этого вида: *M. sylvestris* var. *mauritiana* (L.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 819; I. Riedl, 1976, Fl. Iran. 120 : 19 (=*M. mauritiana* L., *M. sinensis* Cav.) — почти голое растение с голыми плодами и *M. sylvestris* var. *eriocarpa* Boiss. 1867, l. c.: 819; I. Riedl, 1976, l. c.: 18 (=*M. erecta* C. Presl, *M. ambigua* Guss., *M. polymorpha* Guss., *M. plebeja* Stev.) — мохнато опушенное растение с опушенными плодами.

3. *M. neglecta* Wallr. 1824, Syll. Ratisb. 1 : 140.

Описан из Германии.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н.Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В.Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 216); ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Сулак.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах. (Шхиян, 1962 : 152, карта 175; она же, 1964 : 209); для всех районов Азербайджана (Кулиев, 1955 : 222); всех районов Армении (Габриэлян, 1973 : 66).

Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия.

4. *M. parviflora* L. 1753, Demonstr. Pl.: 18; id. 1756, Amoen. Acad. 3 : 416; id. 1762, Sp. Pl. ed. 2 : 969. — *M. microcarpa* auct. non Desf.: Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 436.

Описан из Северной Африки.

ВК: В.Сулак., Ман.-Самур.; ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Ерев., Ю. Караб.

Указан для ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур. (Кулиев, 1955 : 223); ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан. (Габриэлян, 1973 : 66).

Средиз.; Юго-Зап., Ср. Азия.

5. *M. nicaeensis* All. 1785, Fl. Pedem.: 40. — *M. montana* auct. non Forsk.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 2.

Описан из Франции.

ВП: В. Ставр.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; ВК: В.-Сулак. (Галушко, 1980 : 215); ВЗ: Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1932 : 62).

Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран, Ирак, Сирия, Аравия, Афганистан), Ср. Азия.

6. *M. pusilla* Sm. 1803, in Sowerby, Engl. Bot. 4 : tab. 241. — *M. rotundifolia* L. 1753, Sp. Pl.: 688, nom. conf.

Описан из Англии.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В.Ставр.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: В.-Кум., В.-Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Н. Кур.; ЮЗЗ: Джав.-В.Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан.; Т.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 216); ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Лори; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ: Дар., Занг. (Колаковский, 1948 : 143; Шхиян, 1962 : 152, карта 176; она же, 1964 : 209; Габриэлян, 1973 : 66).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Южн. Азия.

6. *Malvella* Jaub. et Spach

1. *M. sherardiana* (L.) Jaub. et Spach, 1855, Ill. Pl. Or. 5 : 47. — *Malva sherardiana* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2 : 1675. — *Sida sherardiana* (L.) Benth. 1862, Journ. Linn. Soc. London

(Bot.) 6 : 101. — *Malva cymbalariaefolia* auct. non Desr.: Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 433, p. p.

Описан из Турции («Bithynia»).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.Кур.; ЮЗ: Дар., Нах.; Т.

Указан для ВЗ: Ширв., Караб.; ЮЗ: Ерев., Ю.Караб. (Кулиев, 1955 : 216; Шхиян, 1962 : 153, карта 178; Габриэлян, 1973 : 61).

Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Иран).

7. *Lavatera* L.

1. Многолетники до 150 см выс.; плодики гладкие; венчик розовый; стебли зеленые . . . . 1. *L. thuringiaca* L.
— Однолетники до 50 см выс.; плодики поперечно морщинистые; венчик розово-фиолетовый; стебли красноватые с белыми точками звездчатых волосков . . . . 2. *L. punctata* All.

1. *L. thuringiaca* L. 1753, Sp. Pl.: 691. — *L. thirkeana* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 58.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В.Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Н.Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах.; Т.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 216); всех районов Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987 : 70); всех районов Грузии (Шхиян, 1964 : 207); ЦЗ: Лори; ВЗ: Ширв., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В.Ах.; ЮЗ: Занг. Караб. (Кулиев, 1955 : 224; Шхиян, 1962 : 138, карта 158; Габриэлян, 1973 : 69).

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия.

2. *L. punctata* All. 1789, Auct. Fl. Pedem.: 26. — *L. biennis* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 48.

Описан из Франции.

ЗП: З. Ставр.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур., Куб.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.Кур.

Указан для ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. (Ильин, 1949 : 83; Кулиев, 1955 : 225; Шхиян, 1962 : 140, карта 160; Габриэлян, 1973 : 69).

Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Иран), Ср. Азия.

8. *Alcea* L.

1. Лепестки белые, иногда с желтым пятном у основания; листья коротко- и округло-лопастные (1.*A. karsiana* (Bordz.) Iljin aggr.) . . . . 2.
— Лепестки розовые, фиолетовые или желтые (зеленеющие при сушке); листья в различной степени рассеченные . . . . 4.
2. Стебли опушены преимущественно прижатыми звездчатыми волосками; подчашие заметно короче чашечки (обычно вдвое); листья и стебли шероховатые . . . . 3.
— Стебли опушены кустовидными оттопыренными рыжеватыми волосками с примесью звездчатых; подчашие почти равно или на 1/3 короче чашечки; плоды крылатые . . . . 1a. *A. karsiana* (Bordz.) Iljin.
3. Плодики крылатые, с крыльями 0.7—1 мм шир.; чашелистики со слабой продольной бороздчатостью; листья и стебли мягко шероховатые . . . . 1b. *A. transcaucasica* (Iljin) Iljin.
— Плодики бескрылые или с узкими крыльями; чашелистики резко продольно-бороздчатые; листья и стебли жесткошероховатые . . . . 1c. *A. sophiae* Iljin.
4. Лепестки розовые или фиолетовые . . . . 5.
— Лепестки канареечно-желтые, при сушке зеленеющие . . . . 6.
5. Все растение густо бархатисто опушенное; стебли с опушением из прижатых звездчатых и оттопыренных кустовидных волосков; листья снизу беловатые; листочки подчашия почти равны или на 1/3 короче долей чашечки . . . . 2. *A. hyrcana* Grossh.
— Все растение прижато опушенное звездчатыми волосками, не бархатистое; стебли без примеси оттопыренных кустовидных волосков; листья снизу серовато-зеленые; листочки подчашия вдвое короче долей чашечки . . . . 3. *A. woronowii* (Iljin ex Grossh.) Iljin.

6. Стебли почти голые, в самом низу рассеянно опушенные кустовидными или прижатыми звездчатыми волосками, но не войлочные, у основания красноватые; листья от глубоко рассеченных до коротколопастных, плотные, толстые, почти голые или рассеянно опушенные, не бывают войлочными (4.*A. flavovirens* (Boiss. et Buhse) Boiss. aggr.) . . . . 7.
— Стебли и листья плотновойлочные или щетинисто опушенные; стебли снизу обычно без красноватых пятен; если стебли почти голые, то листья тонкие, а крылья плодиков полупрозрачные (5.*A. rugosa* Alef. aggr.) . . . . 9.
7. Листья рассечены до основания на узкие доли; высокие многолетники . . . . 8.
— Листья от почти цельных до коротко- и округлолопастных; невысокие травы . . . . 4b. *A. tabrisiana* (Boiss. et Buhse) Iljin.
8. Стебли в средней части голые или почти голые, рассеянно опушены только под соцветием и в самой нижней части . . . . 4a. *A. flavovirens* (Boiss. et Buhse) Iljin.
— Стебли рассеянно опушенные звездчатыми или звездчатыми и кустовидными волосками по всей длине . . . . 4c. *A. sosnovskyi* Iljin.
9. Листочки подчашия почти равны или не более чем на 1/3 короче долей чашечки; листья широко выемчато-лопастные с лопастями до 1/3 пластинки . . . . 5b. *A. kusariensis* Iljin.
— Листочки подчашия значительно (обычно вдвое) короче долей чашечки . . . . 10.
10. Растения густо бархатисто опушенные во всех частях; стебли, кроме войлока, из звездчатых волосков, густо покрыты отклоненными вниз длинными двураздельными волосками 1—2 мм дл.; листья снизу беловатые от густого войлока . . . . 5c. *A. lenkoranica* Iljin.
— Опушение не бывает густо бархатистым; листья снизу серо-зеленые; стебли с незначительной примесью простых и двураздельных волосков . . . . 11.
11. Листья тонкие, сверху почти голые или с несомкнутым рассеянным прижатым звездчатым опушением, на ощупь гладкие; крылья плодиков полупрозрачные . . . . 5d. *A. abchasica* Iljin.
— Листья кожистые, с обеих сторон густо опушенные, шероховатые; крылья плодиков непрозрачные, коричневатые . . . . 5a. *A. rugosa* Alef.

1. *A. karsiana* (Bordz.) Iljin aggr.

1a. *A. karsiana* (Bordz.) Iljin, 1949, Фл. СССР, 15 : 107. — *A. ficifolia* subsp. *karsiana* Bordz. 1912, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 13 : 21. — *Althaea karsiana* (Bordz.) Litw. 1924, Журн. Русск. бот. общ. (1922), 7 : 116.

Описан из Восточной Турции (окр. Карса, Ардагана и Караургана). Лектотип (Габриэлян in sched. herb. LE): «Transcaucasia, Armenia Rossica, prope urbem Ardahan, 15 VIII 1908, T. Roop» (LE!).

Указан для ЮЗЗ: Джав.-В.Ах. (Габриэлян, 1973 : 73); ЮЗ: Ерев. (Шхиян, 1962 : 148, карта 169).

Юго-Зап. Азия (Турция).

1b. *A. transcaucasica* (Iljin ex Grossh.) Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16 : 41. — *Althaea transcaucasica* Iljin ex Grossh. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 61.

Описан из Западного Закавказья («Гр.: Бат., Кут.»). Лектотип (Ильин, 1949б : 41): «Батумская обл. Долина р. Нижний Чорох, 21 VI 1911, И. Палибин, Н. Воробьев» (LE!).

ЗЗ: Адж.; ЮЗЗ: Месх.

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран — sec. I. Riedl, 1976 : 70).

1c. *A. sophiae* Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 42. — *Althaea hohenackeri* auct. non Boiss. et Buhse: Trautv. 1876, Тр. Петерб. Бот. сада, 4, 2 : 358.

Описан из Армении. Тип: «Distr. Artik, in monte Kzyldagh regione stepposa (ad radices Aragatz), 29 VIII 1944, S. Tamamschian» (LE!).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев.

Юго-Зап. Азия (Турция).

2. *A. hyrcana* (Grossh.) Grossh. 1949, Опред. раст. Кавк.: 165. — *Althaea hyrcana* Grossh. 1920, Тр. Тифл. бот. сада, сер. 2, 1 : 9; он же, 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 60. — *Althaea pallida* auct. non Waldst. et Kit.: Hohen. 1838, Enum. pl. Talysch: 392. — *Alcea pallida* auct. non Waldst. et Kit.: Radde, Mus. Cauc. 2 : 69. — *A. kurdica* var. *schirazana* (Alef.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 834, p. p., excl. typo, quoad pl. ex Astara.

Описан из Талыша. Лектотип (Ильин, 1949а : 124): «Shah-aghatsch, in arenosis maritimis, 11 V 1916, Grossheim» (TBI).

Т.

? Юго-Зап. Азия (Иран).

3. *A. woronowii* (Iljin ex Grossh.) Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 44; он же, 1949, Фл. СССР, 15 : 122. — *Althaea woronowii* Iljin ex Grossh. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 59.

Описан из Турции («Тур.: Артв. о. В средней горной зоне»). Лектотип (Ильин, 1949б : 44): «Борчка...Мургул, W. Massalsky, Herbarium Transcaucasicum 1885—1886» (LE!).

Встречается на границе Турции и Аджарии. Возможно его произрастание в пределах Кавказа.

Юго-Зап. Азия (Турция).

4. *A. flavovirens* (Boiss. et Buhse) Iljin aggr.

4a. *A. flavovirens* (Boiss. et Buhse) iljin, 1949, Фл. СССР, 15 : 100. — *Althaea flavovirens* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 44. — *Alcea ficifolia* var. *glabrata* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 834, p. p. — *A. sachsachanica* Iljin, 1949, Фл. СССР, 15 : 676, 99.

Описан из Ирана. Синтипы: «Bei Dschulf und zwischen dem Araxes und Tabris, Anfangs Juni 1847 (florens)», «Im Kardagh zwischen Iri und Alliar, Juli 1847 (fructifera) N 455. 760/3, [Boissier et Buhse]» (P).

ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Ю.Караб.

Указан для ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан. (Габриэлян, 1973 : 76).

Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. Вид характеризуется до основания рассеченными слабо опушенными листьями и почти голыми в средней части, красноватыми снизу стеблями. По свидетельству Э. Ц. Габриэлян (1973 : 76) у этого вида резко выражена зависимость степени развития крыльев и опушенности плодов от стадии зрелости; наблюдается также значительная изменчивость в степени рассеченности листовых пластинок. Указание для ВЗ: «Сомх., Караб.» (Шхиян, 1962 : 147, карта 166) ошибочно.

4b. *A. tabrisiana* (Boiss. et Buhse) Iljin, 1949, Фл. СССР, 15 : 98. — *Althaea tabrisiana* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 44. — *Alcea glabrata* Alef. 1862, Osterr. Bot. Zeitschr. 12, 8 : 253. — *A. ficifolia* var. *glabrata* (Alef.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 834, p. p. — *A. flavovirens* var. *tabrisiana* (Boiss. et Buhse) Zoh. 1963, Israel Journ. Bot. 12, 1 : 20. — *A. grossheimii* Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 40. — *A. flavovirens* auct. non (Boiss. et Buhse) Iljin: Cullen, 1967, Fl. Turk. 2 : 418.

Описан из Ирана. Тип: «Auf den Bergen bei Tabris, 17 Juni (florens et fruticans). N 455a [Boissier et Buhse]» (P).

ЮЗ: Дар., Нах., Ю.Караб.

Указан для ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан. (Шхиян, 1962 : 147, карта 169; Габриэлян, 1973 : 75).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Примечание. По данным Э. Ц. Габриэлян (1973), в Армении *A. tabrisiana* часто гибридизирует с *A. sophiae* Iljin и сильно варьирует по степени опушенности, а также развитию крыльев у плодиков.

4c. *A. sosnovskyi* Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 41.

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «Transcaucasia orientalis. Kachetia. In pratis graminosis prope Czalauban, 1 VII 1900, B. Hryniewiecki» (LE!).

ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.

Указан для ЮЗ: Дар., Занг. (Габриэлян, 1973 : 79).

Примечание. Э. Ц. Габриэлян (1973), наблюдая изменчивость этого вида в природе, отмечает, что вопреки указаниям протолога, плодики *A. sosnowskyi* крылатые и с боков густоволосистые. Возможно гибридное (или интрогрессивно-гибридогенное) происхождение этого вида.

5. *A. rugosa* Alef. aggr.

5a. *A. rugosa* Alef. 1862, Österr. Bot. Zeitschr. 12, 7 : 254. — *Althaea ficifolia* auct. non Cav.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 142; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 833, p. p.; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 61.

Описан из Восточного Закавказья. Лектотип (Габриэлян(?) in sched. herb. LE): «Unio itiner, 1838. In saxosis aridis ditionum Karabach, R. Hohenacker, Elisabethpol Georg. cauc. Jun. Septbr.» (LE! iso — W).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Лори; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг.; Т.

Указан для ЗК: В.-Куб.; ЗЗ: Адж.; ЮЗ: Дар., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Шхиян, 1962 : 145, карта 165; Габриэлян, 1973 : 76).

Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

5b. *A. kusariensis* (Iljin ex Grossh.) Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 38. — *Althaea kusariensis* Iljin ex Grossh. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 60.

Описан из Восточного Кавказа («Бак. (Куб. о.)»). Лектотип (Ильин, 1947 in sched. herb. LE; он же, 1949б : 38): «Бакинская губ., Кубинский уезд, окрестности местечка Кусары. Дорога в аул Кюне-Худат, 6 VIII 1900, С. Григорьев» (LE!).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.

Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Шхиян, 1962 : 146, карта 166).

Эндемик.

Примечание. По-видимому, *A. kusariensis* является экотипом *A. rugosa*, но с более длинными листочками подчашия и слабо расчлененными листьями (хотя в протологе указано «листья глубоколопастные с тупыми лопастями»).

5c. *A. lenkoranica* Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 40. — *Althaea hohenackeri* Boiss. et Huet, 1856, in Boiss. Diagn. Ser. 2, 5 : 67, excl. lectotypo, quoad pl. e Lenkoran; Гроссг. 1932, Фл. Кавк.

изд. 1, 3 : 61, p. p. — *Alcea hohenackeri* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 833, p. p., excl. lectotypo, quoad pl. e Lenkoran (см. Iljin, 1949, l. c.).

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «Закавказье. П. Шагриар (Муганская степь), 12 VI 1898, Б. Левандовский» (LE!).

ВЗ: Н.Кур.; Т.

? Эндемик.

5d. *A. abchasica* Iljin, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 39.

Описан из Западного Закавказья (Абхазия). Тип: «Angustiae Petzkir ad vias, 3(16) IX 1902, N 379, G. Woronow» (LE!).

ЗЗ: Абх.

? Эндемик.

Примечание. Сомнительный вид, встречающийся в районе распространения *A. rugosa*. Характеризуется тонкими мало рассеченными, слабо опушенными листьями, тонковойлочно опушенными стеблями и полупрозрачными крыльями плодов.

9. *Althaea* L.

1. Однолетники 10—30 см выс. с оттопыренно-волосистым опушением; чашечки при плодах увеличивающиеся; верхние листья пальчато-раздельные; цветоножки при плодах длиннее листьев; лепестки голубые 1 . . . . *A. hirsuta* L.
— Многолетники выше 50 см выс.; чашечки не увеличивающиеся . . . . 2.
2. Плодики голые или опушены только у самой верхушки, а по спинке голые; семена обычно с мелкими белыми бородавочками; цветоножки и ножки цветковых пучков обычно длиннее листьев; листья серо-зеленые, коротко опушенные . . . . 3.
— Плодики до основания опушенные; семена без бородавочек; цветоножки короче листьев; листья войлочно или бархатисто опушенные . . . . 4.
3. Листья от основания пальчато-раздельные; плоды голые; семена всегда с белыми бородавочками; опушение листьев короткое, шершавое . . . . 2. *A. cannabina* L.
— Листья 3—5-лопастные; плоды в верхней части опушенные; бородавки могут отсутствовать; коротко-опушенные или слабо войлочно опушенные растения . . . . 4a. *A.* ×(?) *taurinensis* DC.
4. Листья почти цельнокрайные или слабо лопастные . . . . 3. *A. officinalis* L.
— Листья 3—5-лопастные . . . . 4b. *A.* ×(?) *armeniaca* Ten.

1. *A. hirsuta* L. 1753, Sp. Pl.: 687.

Описан по материалам из Франции, Италии и Испании.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК: В.-Куб.; ЦК: В.Кум.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Н.Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю.Караб.; Т.

Указан для ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб.; ЦК: В.-Тер.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Абх., Адж. (Колаковский, 1948 : 14, он же, 1961 : 355; Шхиян, 1962 : 142, карта 161; Галушко, 1980 : 218; Танфильев, Кононов, 1987 : 70); для всех районов Азербайджана (Кулиев, 1955 : 232).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия.

2. *A. cannabina* L. 1753, Sp. Pl.: 686.

Описан по материалам из Венгрии, Италии и Франции.

ЗП: З, Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Нах., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В.-Тер. (Шхиян, 1962 : 144, карта 164; Танфильев, Кононов, 1987 : 70); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 218); ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Ерев., Дар. (Шхиян, 1962 : 144; Габриэлян, 1973 : 84).

Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

3. *A. officinalis* L. 1753, Sp. Pl.: 686.

Описан из Европы.

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ерев.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: Малк. (Шхиян, 1962 : 142, карта 162; Галушко, 1980 : 218; Танфильев, Кононов, 1987 : 70); ЮЗ: Севан., Нах. (Кулиев, 1955 : 232; Шхиян, 1962 : 142).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан), Ср. Азия; заносн. в Сев. Америке.

4. *A. taurinensis* DC. aggr.

4a. *A.* ×(?) *taurinensis* DC. 1824, Prodr. 1 : 436. — *A. officinalis* var. β Willd. 1800, Sp. Pl. 3 : 771. (? *A. officinalis* × < *A. cannabina*).

Описан из Италии.

ВК: Кубин.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; Т.

Указан для ЦК: В. Тер.; ВЗ: Н. Кур.; ЮЗ: Ю.Караб. (Шхиян, 1962 : 142, карта 163).

Южн., Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Афганистан).

4b. *A.* ×(?) *armeniaca* Ten. 1837, Ind. Horti Neap.: 1. (? *A. officinalis* > × *A. cannabina*).

Описан из Армении.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Ерев., Нах.; Т.

Указан для ЗК: Уруп.-Теб. (Шхиян, 1962 : 142, карта 163; Танфильев, Кононов, 1987 : 70); ЦЗ (Шхиян, 1962 : 142); ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Кулиев, 1955 : 233; Габриэлян, 1973 : 80).

Центр., Вост. Европа; Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан), Ср. Азия.

Примечание. Возможно H. Krebs (1987 in sched. herb. LE) прав, считая оба последних вида гибридами *A. officinalis* × *A. cannabina*. У *A. armeniaca* преобладают признаки *A. officinalis*, у *A. taurinensis* — признаки *A. cannabina*.

10. *Malvalthaea* Iljin

1. *M. transcaucasica* (Sosn.) Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 1 : 9. — *Malva transcaucasica* Sosn. 1914, Вестн. Тифл. бот. сада, 32 : 10 (*Althaea hirsuta* × *Malva iljinii*).

Описан из Восточного Закавказья. Лектотип (Ильин, 1949а : 145; Шхиян, 1962 : 153): «Prov. Elisabethpol. Distr. Areš. Geok-tapa; in horto. 28 IV 1903. Šelkownikow» (TBI).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич. (Кулиев, 1955 : 235); ЮЗ: Занг. (Габриэлян, 1973 : 84).

Юго-Зап. (Иран), Ср. Азия.

Примечание. Обладает габитусом *Althaea hirsuta*, но листочков подчашия обычно 3 (как у видов *Malva*), часто на концах разделенных на доли. Встречается в районах совместного произрастания *Althaea hirsuta* и *Malva iljinii*.

Несмотря на неявный (Ильин, 1949а) и явный (Шхиян, 1962) выбор лектотипа («Геоктапа»), I. Riedl (1976) указывает в качестве типа (!) «Gilan, Rostamabad (Kaluraz), a. 1893, Lipsky» (TGM).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-49781).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц. К систематике некоторых мальв Кавказа // Изв. Акад. наук АрмССР, биол. науки. 1965. Т. 18. № 5. С. 80—84.

Габриэлян Э. Ц. Сем. *Malvaceae*, Мальвовые // Флора Армении. Ереван, 1973. Т. 6. С. 60—90.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов, 1980. Т. 2. 350 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, изд. 1. Тифлис—Эривань, 1932. Т. 3. 405 с.

Ильин М. М. Сем. Мальвовые — *Malvaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1949а. Т. 15. С. 23—184.

Ильин М. М. Обзор шток-роз Кавказа // Заметки по систематике и географии растений (Тбилиси). 1949б. Т. 15. С. 35—45.

Колаковский А. А. Флора Абхазии, изд. 1. Сухуми, 1948. Т. 3. 332 с.
Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 460 с.
Колаковский А. А., Адзинба З. И., Читанава С. М. Новости флоры Абхазии. Сухуми, 1995. 38 с.
Кулиев А. М. Сем. *Malvaceae* Juss. — Мальвовые // Флора Азербайджана. Баку, 1955. Т. 6. С. 212—243.
Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1531.
Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.
Шхиян А. С. Сем. *Malvaceae* Juss. — Мальвовые // А. А. Гроссгейм, Флора Кавказа, изд. 2. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 136—158.
Шхиян А. С. Malvaceae Juss. // Определитель растений Грузии (на груз. яз.). Тбилиси, 1964. Т. 1. С. 206—210.
Boissier E. Flora Orientalis. Basiliae et Genevae, 1867. Vol. 1. 1017 p.
Cullen J. Malvaceae // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 401—421.
Riedl I. Malvaceae // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1976. Lfg. 120. S. 1—86.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 IV 1997

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.1/5)

© А. С. Ревушкин, А. И. Пяк, А. Л. Эбель

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ГОРНОМ АЛТАЕ

A. S. REVUSHKIN, A. I. PYAK, A. L. EBEL. FLORISTIC RECORDS FROM ALTAI MOUNTAINS

Приведены данные о находках 20 видов растений, новых для флоры Горного Алтая и Сибири в целом

Растительный покров Горного Алтая традиционно привлекал к себе внимание томских ботаников, начиная еще с классических работ П. Н. Крылова (1905, 1908—1914, 1931). В последние годы особое внимание уделялось флористическому изучению высокогорий (Ревушкин, 1988) и межгорных пустынно-степных котловин Центрального и Юго-Восточного Алтая.

В результате обработки гербарных материалов, собранных во время экспедиционных исследований, выявлены некоторые новые для Алтая и Сибири виды. Сведения о 20 из них приведены в данном сообщении. Названия видов даны в соответствии с последней сводкой С. К. Черепанова (1995). Звездочкой отмечены новые для Сибири виды.

Гербарные образцы хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК), дублеты переданы в LE.

**Polypogon maritimus* Willd. Кош-Агачский р-н, окр. с. Жана-аул, засоленные пятна оголенного субстрата у дороги, 14 VII 1995, А. Л. Эбель, С. В. Кобыленко; там же, 10 VIII 1996, они же.

Ближайшие местонахождения этого галофильного вида — в Восточном Казахстане и в юго-западных районах Монголии (Цвелев, 1976; Губанов, 1996).

Rumex maritimus L. Алтайский р-н, окр. с. Алтайское, заиленный берег пруда, 11 VIII 1993, А. Л. Эбель и Т. В. Эбель.

Распространение вида на территории Алтая в настоящее время не выяснено. Вероятно, встречается достаточно широко в низкогорьях Северного Алтая.

Atriplex crassifolia C. A. Meyer. Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач, солончак, 17 VII 1990, А. С. Ревушкин, А. И. Пяк, Н. М. Пяк, А. А. Зверев; Кош-Агачский р-н, устье р. Елангаш, сырой луг по галечнику, 26 VII 1996, А. И. Пяк, Н. В. Щеголева; Кош-Агачский р-н, окр. с. Жана-аул, у дороги, 10 VIII 1996, А. И. Пяк, А. Л. Эбель.

Туранский вид, широко распространенный в степной зоне Западной Сибири. В горах Южной Сибири встречается изолированно в Центрально-Тувинской котловине (Ломоносова, 1992).

Chenopodium polyspermum L. Алтайский р-н, левый берег р. Каменка, по ручью между селами Алтайское и Нижнекаменка, заросли кустарников, 1 XI 1994, А. Л. Эбель.

Suaeda acuminata (C. A. Meyer) Moq. Кош-Агачский р-н, устье р. Чеган-Узун, долина ручья Кызылчик, русло временного водотока, 5 VIII 1996, А. Л. Эбель.

Туранский вид, заходящий в пустынные районы Западной Монголии (Грубов, 1982). В горах Южной Сибири ранее не отмечался.

Amaranthus blitum L. Алтайский р-н, с. Алтайское, в огороде, 10 IX 1994, А. Л. Эбель.

Saponaria officinalis L. Алтайский р-н, с. Алтайское, долина р. Каменка, заросли кустарников, 13 VIII 1993, А. Л. Эбель.

Brassica napus L. Алтайский р-н, с. Алтайское, возле дороги, 1 IX 1994, А. Л. Эбель.

Культивируется в качестве масличного и кормового растения, иногда дичает. Встречается возле дорог и как сорное — на полях.

Erucastrum armoracioides (Czern. ex Turcz.) Cruchet. Онгудайский р-н, устье р. Большой Яломан, горно-степной пояс, юго-западный склон, по временному водотоку в степи, 24 VII 1988, А. С. Ревушкин, А. И. Пяк, А. А. Зверев; там же, 28 VII 1994, С. В. Кобыленко; там же, 3 VII 1995, А. Л. Эбель.

Вид средиземноморского происхождения, распространенный как сорное растение в степных районах Сибири (Никифорова, 1994). На территорию Горного Алтая был занесен, вероятно, с посевным материалом (собран недалеко от заброшенного поля).

**Leiospora eriocalyx* (Regel et Schmalh.) Dvořak. Кош-Агачский р-н, Курайский хр., верховье р. Узун-Терек, альпийский пояс, щебнистая осыпь, 2 VII 1993, А. С. Ревушкин, С. В. Кобыленко, А. Л. Эбель; там же, Северо-Чуйский хребет, г. Верховье Арыджан, долина ручья Талдудюргун, субальпийский пояс, мелкощебнистая осыпь, 1 VIII 1996, А. И. Пяк, А. Л. Эбель, Н. В. Щеголева.

Памиро-тяньшанский монтанный вид. Алтайские местонахождения значительно оторваны от основной части ареала.

Rorippa sylvestris (L.) Bess. Алтайский р-н, с. Алтайское, сырая придорожная канава, 2 VII 1993, А. Л. Эбель; там же, долина р. Каменка, берег старицы, 6 VIII 1993, А. Л. Эбель; там же, галечный берег р. Каменка, 5 V 1994, А. Л. Эбель; там же, в саду, 8 V 1995, А. Л. Эбель; Майминский р-н, окр. с. Соузга, галечный берег р. Катунь, 17 VII 1994, А. Л. Эбель, С. Н. Кирпотин.

В настоящее время вид широко распространен по Северному Алтаю и его предгорьям в бассейнах рек Катунь и Бия. Часто встречается по берегам небольших рек и ручьев, местами образует заросли. В Сибири отмечен также на юге Красноярского края (Доронькин, 1994) и в Томской обл. (Мульдияров и др., 1996).

Sedum acre L. Алтайский р-н, с. Алтайское, долина р. Каменка, галечник, 16 VIII 1993, А. Л. Эбель.

**Erodium tibetanum* Edgew. Кош-Агачский р-н, устье р. Чеган-Узун, красноцветные скалы, 19 VII 1989, А. С. Ревушкин, А. А. Зверев; там же, 18 VII 1990, А. С. Ревушкин, А. И. Пяк; там же, 10 VII 1995, А. С. Ревушкин, С. Н. Кирпотин; там же, долина ручья Кызылчик, пестроцветные скалы, 10 VII 1995, А. И. Пяк, А. Л. Эбель, Н. А. Рудая; там же, долина ручья Аккая, пестроцветные скалы, 4 VIII 1996, А. И. Пяк, А. Л. Эбель, Н. В. Щеголева.

Центральноазиатский вид (Введенский, 1949), представленный в Горном Алтае изолированным реликтовым участком ареала, охватывающим устье р. Чеган-Узун и долину ее левого притока Кызылчик в пределах горностепного пояса. Растет исключительно на пестроцветных, постоянно обновляющихся обнажениях мел-палеогеновых кор выветривания.

Limonium flexuosum (L.) O. Kuntze. Кош-Агачский р-н, хребет Сайлюгем, долина р. Большие Шибеты, сырой солонцеватый луг по галечнику, 08 VIII 1996, А. И. Пяк, Н. В. Щеголева.

Монголо-даурский вид, широко распространенный в северных районах Монголии, в том числе и на смежных хребтах Монгольского Алтая (Грубов, 1982). Данное местонахождение является крайним северо-западным пунктом его ареала.

Verbascum nigrum L. Алтайский р-н, окр. с. Алтайское, отроги Семинского хребта, юго-западный склон, остепненный луг, 16 IX 1994, А. Л. Эбель, Т. В. Эбель.

**Valeriana fedtschenkoi* Coincy. Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., долина

**Valeriana fedtschenkoi* Coincy. Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., долина р. Талдура, устье ручья Мохро-Оюк, юго-восточный склон, сырые замшелые скалы, 13 VII 1989, А. С. Ревушкин, А. И. Пяк, А. А. Зверев.

Среднеазиатский высокогорный вид. В горах Алтая ранее отмечался только на территории Казахстана: на хребтах Нарымский и Сарымсакты (Грубов, 1958; Ревушкин, 1988). Новое местонахождение является крайним северо-восточным пунктом его распространения.

Knautia arvensis (L.) Coult. Алтайский р-н, окр. с. Алтайское, отроги Семинского хр., западный склон, суходольный луг возле дороги, 1 VIII 1994, А. Л. Эбель, С. В. Кобыленко, С. Н. Кирпотин.

Plantago minuta Pallas. Кош-Агачский р-н, устье р. Чеган-Узун, глинистая полупустыня, 18 VII 1989, А. И. Пяк, Н. М. Пяк; там же, 18 VII 1989, А. С. Ревушкин и студенты; там же, долина р. Чуя, правый берег, опустыненная петрофитная степь, 4 VII 1993, А. С. Ревушкин, С. В. Кобыленко, А. Л. Эбель; там же, долина ручья Кызылчик, конусы выноса под пестроцветными обнажениями, 3 VIII 1996, А. И. Пяк, А. Л. Эбель, Н. В. Щеголева.

Центральноазиатский вид, представленный в Сибири изолированными участками в межгорных котловинах Тувы (Определитель..., 1984). В Горном Алтае встречается только в Чуйской степи, преимущественно на солонцеватых глинистых и мелкощебнисто-глинистых участках.

Thladiantha dubia Bunge. Алтайский р-н, с. Алтайское, долина р. Каменка, заросли кустарников, 13 VIII 1993, А. Л. Эбель; там же, 13 VIII 1996, А. Л. Эбель, Т. В. Эбель.

**Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz. Алтайский р-н, с. Алтайское, долина р. Каменка, пустырь, 10 IX 1994, А. Л. Эбель.

Сорный вид, распространенный в Европе, Средней Азии и на Дальнем Востоке (Протопопова, 1987; Черепанов, 1995). В Северном Алтае отмечен в различных антропогенных местообитаниях; нередко образует заросли по краям картофельных полей.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род *Erodium* // Флора СССР. М.—Л., 1949. Т. 14. С. 63—72.

Грубов В. И. Род *Valeriana* // Флора СССР. М.—Л., 1958. Т. 23. С. 594—640.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Доронькин В. М. Род *Rorippa* Scop. — Жерушник // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. *Berberidaceae—Grossulariaceae*. С. 73—76.

Крылов П. Н. Эндемизм Алтайской флоры // Протоколы о-ва естествоисп. и врачей при Томск. ун-те. Томск, 1905. С. 1—3.

Крылов П. Н. Флора Алтая и Томской губернии. Т. 1—7. Томск, 1908—1914. 1815 с.

Крылов П. Н. Фито-статистический очерк альпийской области Алтая // Тр. Томск. отд. русского бот. о-ва. Томск, 1931. Т. 3. Вып. 1—2. С. 1—58.

Ломоносова М. Н. Семейство *Chenopodiaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 135—182.

Мульдияров Е. Я., Пяк А. И., Эбель А. Л. Новые для флоры Томской области виды мохообразных и сосудистых растений // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 90—93.

Никифорова О. Д. Род *Erucastrum* C. Presl — Рогачка // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 135—136.

Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. 335 с.

Протопопова В. В. Род *Xanthium* L. // Определитель высших растений Украины. Киев. 1987. С. 328—329.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Томский
государственный университет
Томск

Получено 10 II 1997

SUMMARY

20 vascular plant species new for Altai mountains and Siberia have been reported.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 630.181.61 : 582.912.46

© В. Б. Гедых

ГИБКАЯ МОДЕЛЬ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ В СЕМЕЙСТВЕ *ERICACEAE*

V. B. GEDYKH. A FLEXIBLE MODEL OF THE LEAF BLADE IN THE *ERICACEAE* FAMILY

Измерены репрезентативные листья 13 видов из 8 родов верескоцветных. Применительно к форме листьев этих растений исследованы рациональные пределы аппроксимирующей функции вида $y = ax^b + cx^d$ и предложено простое решение в широком диапазоне.

Длительное время в ботанических исследованиях преобладали словесные описания формы листьев, впервые систематизированные лишь в XVIII в. За истекшие столетия был развит математический анализ; приблизительные геометрические аналоги ныне все чаще заменяются уравнениями связи основных параметров листьев. Листовые характеристики положены в основу классификации американских голубик (Harold, Clark, 1941). Форма и размеры листьев привлечены для уточнения таксономии родов *Vaccinium* и *Oxycoccus* (Van der Kloet, 1983; Gugnacka-Fiedor, 1986). Направленность эволюционных преобразований листа двудольных рекомендуют учитывать в филогенетических построениях (Воробьева, 1984; Гендельс, 1988). Исследователи вплотную подошли к определению размеров листьев *Oxycoccus* (Евдокимова, Жадова, 1983). Но до сих пор задача обычно сводилась к регистрации простейших количественных показателей, а собственно форма листьев оставалась в стороне. Поэтому представляется актуальной разработка достаточно гибкой математической модели, способной количественно отразить переходы от одной формы к другой во всем их многообразии.

Моделирование тенденций формообразования листьев на примере группы родственных видов сем. *Ericaceae*, равно как и индивидуальных пропорций конкретной листовой пластинки, составило цель настоящего сообщения.

Материал и методика

Исследовали листья представителей родов *Vaccinium* и *Oxycoccus* — наших традиционных объектов (Гедых, 1973, 1987), а также представителей родов *Pyrola, Rhododendron, Andromeda, Chamaedaphne, Arctostaphylos, Ledum* (всего 13 видов). Для каждого вида отбирали репрезентативную листовую пластинку (Гедых, 1975), достаточно крупную и максимально развитую, очертания которой фиксировали оконтуриванием на миллиметровой бумаге, и методом скользящей ширины (Гедых, 1996) измеряли изменение ширины листа по его длине от основания к вершине средней жилки. В зависимости от величины листа выбирали шаг замера (5, 3, 2 и 1 мм), при необходимости уточняя оценку штангенциркулем до 0.1 мм. Для каждого вида измеряли по несколько листьев. Коэффициенты аппроксимирующего уравнения регрессии вычисляли методом избранных точек и методом итераций, несколько их модифицировав.

Результаты и обсуждение

В качестве аппроксимирующего выбрали уравнение вида $y = ax^b + cx^d$ (Зайцев, 1984). Уравнение приобретает свойства универсальности, если аргумент и функцию выразить относительными величинами, кодируя x_i как x_i/x_{ce}, а y_i как y_i/y_{max}.

Получается следующая формула:

$$y_i = y_{max}\left[a\,(x_i/x_{ce})^{\,b} - c\,(x_i/x_{ce})^d\right]. \qquad (1)$$

Решение становится очень простым, если принять $a - c = 1$ и помнить, что единица в любой степени останется единицей. Тогда в случае $x_i = x_{ce}$ функция достигает максимума и обращается в нуль, если $x_i = 0$ и если $x_i = x_{max}$.

В последнем случае

$$a\,(x_{max}/x_{ce})^b = c\,(x_{max}/x_{ce})^d. \qquad (2)$$

Исследование функции в верхнем и нижнем пределах позволило предложить рабочие формулы для вычисления коэффициентов:

$$b = 2x_{ce}/x_{max}, \qquad (3)$$

$$c = \sqrt{x_{max}/2x_{ce}}. \qquad (4)$$

Коэффициент d несложно найти методом итераций после подстановки соответствующих величин в равенство (2).

Теперь уравнение (1) можно использовать для вычисления ширины y_i листовой пластинки на разном удалении x_i от ее основания (рис. 1).

Проиллюстрируем сказанное на примере листа *Vaccinium myrtillus* L. (табл. 1):

$$b = 2{\cdot}10/24 = 0.83,$$

$$c = \sqrt{24/2{\cdot}10} = 1.095.$$

Для упрощения счета примем $c = 1$, тогда $a = c + 1 = 2$, после чего можно решить равенство (2) в его усеченной форме:

$$a\,(x_{max}/x_{ce})^b = c\,(x_{max}/x_{ce})^d$$

или $2\,(24/10)^{0.83} = (24/10)^d$ или $2{\cdot}2.4^{0.83} = 2.4^d$ и далее $4.1362 \approx 2.4^{1.622} = 4.1372$, т. е. $d = 1.622$.

С вычислением четвертого коэффициента уравнение для данного листа получает следующий вид:

$$y_i = y_{max}\left[2\,(x_i/x_{ce})^{0.83} - (x_i/x_{ce})^{1.622}\right]. \qquad (5)$$

Последовательной подстановкой значений аргумента x_i получаем теоретические значения функций y_{i_1}, вычисляем сумму квадратов отклонений теоретических значений от фактических d^2 и, наконец, ошибку уравнения: $m_y = \sqrt{d^2/(n-4)} = \sqrt{33.1/(13-4)} = \sqrt{3.678} = 1.94$, еще весьма высокую. Но, поскольку начало, максимум и конец кривой жестко заданы, то ее восходящую и нисходящую ветви можно дополнительно «прогнуть» возведением выражения в квадратных скобках в дробную степень, тоже отыскиваемую методом последовательного приближения. В данном случае этот показатель k, принятый равным 0.5, дает неплохой результат (о чем можно судить по уточненным с его помощью теоретическим значениям функций $\overline{y}_{i_2}$, сумма квадратов отклонений которых d^2 от фактических величин y_i почти на порядок меньше), вдвое уменьшая ошибку откорректированного уравнения регрессии: $m_y = \sqrt{d^2/(n-5)} = \sqrt{0.815} = \pm\,0.91$ мм.

В итоге уравнение изменения ширины листовой пластинки *Vaccinium myrtillus* вдоль средней жилки обретает окончательный вид

$$y_i = y_{max}\left[2\,(x_i/x_{ce})^{0.83} - (x_i/x_{ce})^{1.622}\right]^{0.5} \pm 0.91 \text{ мм}.$$

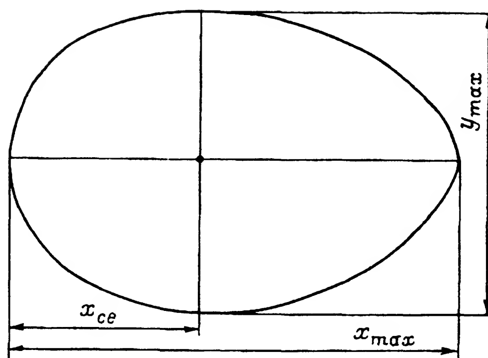


Рис. 1. Основные параметры измеряемого листа *Vaccinium myrtillus*.

y_{max} — наибольшая ширина, мм; x_{ce} — соответствующий отрезок длины, мм; x_{max} — наибольшая длина, мм.

ТАБЛИЦА 1

Регрессия ширины *y* по длине *x* листовой пластинки *Vaccinium myrtillus*

x_i	x_i/x_{ce}	y_i	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.83} - (x_i/x_{ce})^{1.622}]$	$\bar{y}_{i1}$	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.83} - (x_i/x_{ce})^{1.622}]^{0.5}$	$\bar{y}_{i2}$
0	0	0	$16[2 \cdot 0^{0.83} - 0^{1.622}]$	0	$16[2 \cdot 0^{0.83} - 0^{1.622}]^{0.5}$	0
2	0.2	10	$16[2 \cdot 0.2^{0.83} - 0.2^{1.622}]$	7.8	$16[0.4524]^{0.5}$	10.8
4	0.4	14	$16[2 \cdot 0.4^{0.83} - 0.4^{1.622}]$	11.3	$16[0.7086]^{0.5}$	13.5
6	0.6	15	$16[2 \cdot 0.6^{0.83} - 0.6^{1.622}]$	14.0	$16[0.8722]^{0.5}$	14.9
8	0.8	15.8	$16[2 \cdot 0.8^{0.83} - 0.8^{1.622}]$	15.4	$16[0.9656]^{0.5}$	15.7
10	1	16	$16[2 \cdot 1^{0.83} - 1^{1.622}]$	16.0	$16[1]^{0.5}$	16.0
12	1.2	15.9	$16[2 \cdot 1.2^{0.83} - 1.2^{1.622}]$	15.7	$16[0.9827]^{0.5}$	15.9
14	1.4	15.5	$16[2 \cdot 1.4^{0.83} - 1.4^{1.622}]$	14.7	$16[0.9184]^{0.5}$	15.3
16	1.6	15	$16[2 \cdot 1.6^{0.83} - 1.6^{1.622}]$	13.0	$16[0.8110]^{0.5}$	14.4
18	1.8	13	$16[2 \cdot 1.8^{0.83} - 1.8^{1.622}]$	10.6	$16[0.6632]^{0.5}$	13.0
20	2.0	10	$16[2 \cdot 2.0^{0.83} - 2.0^{1.622}]$	7.6	$16[0.4771]^{0.5}$	11.0
22	2.2	6	$16[2 \cdot 2.2^{0.83} - 2.2^{1.622}]$	4.1	$16[0.2555]^{0.5}$	8.1
24	2.4	0	$16[2 \cdot 2.4^{0.83} - 2.4^{1.622}]$	0	$16[2 \cdot 2.4^{0.83} - 2.4^{1.622}]^{0.5}$	0

Уравнение и его график характеризуют прежде всего измеренный лист, и только сообразно степени его репрезентативности могут быть распространены на вид в целом. Полученное разностное уравнение адекватно характеризует видовые пропорции длины и ширины листьев черники во всем возможном диапазоне при условии, что $b = 0.83$, а также характеризует позицию максимальной ширины y_{max} несколько ближе к основанию листа. При иных соотношениях коэффициенты изменяются, что и позволило нам отыскать и количественно выразить тенденции изменения формы листовой пластинки у других видов.

Необходимые измерения и расчеты по вышеприведенному алгоритму нами выполнены для репрезентативных листьев еще 12 видов сем. *Ericaceae* (табл. 2). В табл. 2 кустарнички расположены в порядке возрастания коэффициента *b*. Коэффициент *b* выражает акцент базально-апикальной асимметрии листа *V. myrtillus* и в сочетании с традиционным индексом ($i = y_{max}/x_{max}$) может быть использован для оценки сходства и различия видов растений по форме листьев.

Коэффициент *b* и индекс *i* положены нами в основу двухкоординатной фолиоморфологической сетки (рис. 2), дающей возможность наглядно представить позицию листьев вида в морфологическом ареале порядка, семейства, рода и т. д. Все коэффициенты разностного уравнения $y_i = y_{max}\left[a\,(x_i/x_{ce})^b - c\,(x_i/x_{ce})^d\right]^k$ взаимно детер-

ТАБЛИЦА 2

Разностные уравнения изменения ширины y по длине x листовой пластинки некоторых видов сем. *Ericaceae*

Виды	x_{ce}	x_{max}	y_{max}	i	$y_i = y_{max}[a(x_i/x_{ce})^b - c(x_i/x_{ce})^d]^k \pm m_y$
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	1.5	6.0	2.1	0.35	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.5} - (x_i/x_{ce})^2]^{1.1} \pm 0.22$
O. palustris Pers.	4	10	6.1	0.61	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.6} - (x_i/x_{ce})^{1.35}]^{0.9} \pm 0.25$
Vaccinium corymbosum L.	40	95	47	0.50	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.74} - (x_i/x_{ce})^{1.434}]^{0.5} \pm 1.99$
Oxycoccus macrocarpon (Ait.) Pers.	7	17	7.3	0.43	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.82} - (x_i/x_{ce})^{1.609}]^{0.5} \pm 0.74$
Vaccinium myrtillus L.	10	24	16	0.67	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.83} - (x_i/x_{ce})^{1.622}]^{0.5} \pm 0.91$
Ledum palustre L.	15	35	4.1	0.12	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{0.86} - (x_i/x_{ce})^{1.6785}]^{0.3} \pm 0.73$
Rhododendron luteum Sweet.	23	45	21	0.47	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{1} - (x_i/x_{ce})^{2.0328}]^{0.9} \pm 0.66$
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench.	20	36	13	0.36	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{1.11} - (x_i/x_{ce})^{2.2893}]^{0.8} \pm 0.73$
Andromeda polifolia L.	19	34	10	0.29	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{1.12} - (x_i/x_{ce})^{2.311}]^{0.6} \pm 0.47$
Vaccinium vitis-idaea L.	16	28	17	0.61	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{1.14} - (x_i/x_{ce})^{2.3787}]^{0.9} \pm 1.42$
Pyrola rotundifolia L.	28	52	40	0.77	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{1.23} - (x_i/x_{ce})^{2.6577}]^{0.8} \pm 2.23$
Vaccinium uliginosum L.	17	24	10	0.42	$y_i = y_{max}[2(x_i/x_{ce})^{1.42} - (x_i/x_{ce})^{3.43}]^{0.7} \pm 0.51$
Arctostaphylos uva-ursi L.	18	24	7.2	0.30	$y_i = y_{max}[1.82(x_i/x_{ce})^{1.5} - 0.82(x_i/x_{ce})^{4.27}]^{0.6} \pm 0.37$

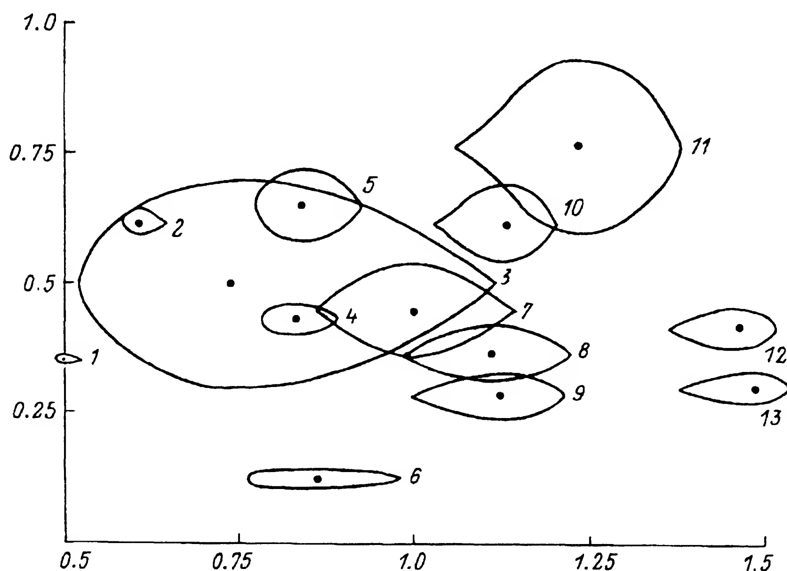


Рис. 2. Двухкоординатная фолиоморфологическая сетка и позиции в ней исследованных видов.

1 — Oxycoccus microcarpus; 2 — Oxycoccus palustris; 3 — Vaccinium corymbosum; 4 — Oxycoccus macrocarpon; 5 — Vaccinium myrtillus; 6 — Ledum palustre; 7 — Rhododendron luteum; 8 — Chamaedaphne calyculata; 9 — Andromeda polifolia; 10 — Vaccinium vitis-idaea; 11 — Pyrola rotundifolia; 12 — Vaccinium uliginosum; 13 — Arctostaphylos uva-ursi.
По оси абсцисс — величины коэффициента b, по оси ординат — индекс i.

минированы в такой степени, что изменение одного из них непременно влечет за собой соответствующие изменения остальных. Пользуясь этим, в предельном случае клиновидного листа *Arctostaphylos uva-ursi* L. наилучшей аппроксимации удалось добиться, приняв $a = 1.82$ и соответственно $c = 0.82$. Представление об этой взаимосвязи дает табл. 2, тогда как зрительное восприятие главных тенденций облегчает двухкоординатная сетка (рис. 2).

Уникальное сочетание билатеральной и базально-апикальной симметрии листа *Rhododendron luteum* Sweet ставит его в центр сетки и может рассматриваться как архаичный предковый признак. У родственных ему *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Andromeda polifolia* L., *Arctostaphylos uva-ursi*, *Ledum palustre* L. доминирует тенденция сужения листьев. Смещением акцента ширины к базальной части ($b<1$) характеризуются листья видов *Oxycoccus, Vaccinium corymbosum* L. и *V. myrtillus*, в то время как *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L. и *Pyrola rotundifolia* L. тоже отличаются притупленной вершиной листа ($b>1$). Даже небольшой фрагмент изученного нами листового разнообразия дает основание интерпретировать его как проявление закона гомологических рядов Вавилова на уровне родов в близкородственных семействах *Ericaceae* и *Vacciniaceae*. Для филогенетических и селекционных исследований было бы интересно найти позиции всех известных науке видов сем. *Ericaceae* в двухкоординатной фолиоморфологической сетке. Возможно, такой подход прольет дополнительный свет на взаимоотношения групп растений, по которым систематики разошлись во мнениях.

Заключение

Разностное уравнение вида $y_1 = y_{\max}\left[a\,(x_i/x_{ce})^b - c\,(x_i/x_{ce})^d\right]^k$ достаточно хорошо описывает в значительном диапазоне изменения форм цельнокрайных листьев, гибко отражая сменой величины коэффициентов переходы от яйцевидно-заостренного листа через ланцетный к клиновидному, равно как и от игловидного до округлого. Предлагаемый алгоритм вычисления этих коэффициентов может быть использован для корректной количественной регистрации изменчивости формы цельнокрайных листьев в пределах таксона на уровне семейства, рода, вида и форм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьева Э. И. Филогенетические аспекты палеонтологии // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 41. № 4. С. 507—521.

Гедых В. Б. Коэффициенты формы листовой пластинки некоторых брусничных // Лесохозяйственная наука и практика. Минск, 1973. Вып. 23. С. 72—73.

Гедых В. Б. Определение площади листвы черники // Ботаника (исследования). 1975. Минск, 1975. Вып. 18. С. 63—70.

Гедых В. Б. Изменчивость листьевверескоцветных и брусничных // Экология. 1987. № 3. С. 79—81.

Гедых В. Б. Три подхода к оценке конфигурации листьев *Vaccinium corymbosum* (*Ericaceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 9. С. 112—120.

Гендельс Т. В. Особенности морфогенеза листа двудольных // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1554—1559.

Евдокимова Р. М., Жадова О. С. Изучение листовой поверхности *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 953—957.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Gugnacka-Fiedor W. Zmienność morfologizna takŝnow rodzayu *Oxycoccus* Hill. // Studia socitatis scientiarum Torunensis. Torun, 1986. Vol. 11. Sect. D. P. 1—55.

Harold J., Clark N. J. Leaf characters as a basis for the clasification of blueberry varieties // Proc. am. Hort. sci. 1941. Vol. 38. P. 441—446.

Van der Kloet S. P. The taxonomy of *Vaccinium* and *Oxycoccus* // Rhodora: Journ. New England bot. cl. 1983. Vol. 85. N 841. P. 1—43.

Институт леса АН Беларуси

Получено 2 X 1995

SUMMARY

Representative leaves in 13 species of 8 genera of the *Ericaceae* have been measured. Rational limits of the approximating function of the species $y = ax^b + cx^d$ have been investigated applying to their leaf forms and a simple formula of determination in a wide range has been offered. The equation $y_i = y_{\max}\left[a\,(x_i/x_{ce})^b - c\,(x_i/x_{ce})^d\right]^k$ described fairly well the changes in the forms of the leaves.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

СЕРГЕЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ГОЛИЦЫН (1897—1968) К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

K. F. KHMELEV. SERGEY VLADIMIROVICH GOLITSIN (1897—1968). ON THE OCCASION OF HIS CENTENARY

9 января 1997 г. исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося российского ботаника, прекрасного знатока флоры Кавказа и Центрально-Черноземного региона, доктора биологических наук, профессора Сергея Владимировича Голицына.

Сергей Владимирович родился в крепости Осовец Гродненской губернии в семье дворянина, военного специалиста в области строительства военных укреплений. В 1907 г. вместе с родителями С. В. переезжает в г. Тифлис, где поступает в кадетский корпус. В 1914 г. С. В. с отличием оканчивает кадетский корпус и в том же году успешно сдает вступительные экзамены в гардемаринские классы Морского корпуса в г. Петрограде, которые он блестяще оканчивает в 1916 г. Офицерскую морскую службу С. В. начинает на крейсере «Баян», спустя год он принимает участие в знаменитом Моонзунском сражении с германским флотом. Крейсер получил повреждение и был поставлен на длительный ремонт. С. В. уходит в отставку в чине мичмана флота и возвращается в г. Тифлис к родителям. С 1920 по 1923 г. С. В. с семьей живет на дачном участке его родителей в Цихис-Дзири. Здесь у него родилось четверо детей.

Флористические исследования С. В. можно подразделить на 2 периода: кавказский и центрально-черноземный.

Начало ботанических исследований было положено в Западном Закавказье, где он стал увлекаться сбором гербария в горных лесных массивах Аджарии. Он подробно изучал кустарниковые фитоценозы влажных лесистых гор Аджарии с участием *Epigaea gaulterioides* и высказал мнение об их древнем происхождении, с чем соглашаются такие видные знатоки флоры Кавказа как А. П. Тахтаджян и Н. А. Буш. В 1933 г. С. В. описал неизвестный ранее папоротник *Driopteris liliana* (видовое название он дает в честь своей жены Лидии Николаевны). Он считал, что этот вид в миоцене распространился далеко на восток до Кавказа и претерпел в ходе расселения морфологические изменения. В 1935 г. С. В. обнаружил неизвестный для Аджарии вид луковичного растения *Pancratium maritimum* из семейства амариллисовых. Итог своим кавказским исследованиям С. В. подвел в 1935 г. в работе «Опыт ботанико-географического картирования юго-западного Закавказья с дендрологической точки зрения», которую он опубликовал в «Трудах» Воронежского университета. В работе устранялись многочисленные неточности отдельных авторов; это была первая обобщающая сводка по данному региону. За годы пребывания на Кавказе С. В. собрал около 3500 листов гербария (из них 800 листов папоротников), более 1 тыс. экз. древесных спилов. Весь гербарий был передан на постоянное хранение в фонды Воронежского университета, а спилы — в Управление лесами города Батуми. Работа получила прекрасный отзыв Н. А. Буша на страницах Ботанического журнала.

В 1932 г. Голицын с семьей переезжает в Воронеж с рекомендательным письмом известного советского палеоботаника А. П. Баранова. Его научная и педагогическая деятельность проходит на кафедре морфологии, систематики и географии растений

Воронежского университета, которую возглавлял Б. М. Козо-Полянский. Вначале С. В. был лаборантом, затем ассистентом и заведующим гербарием кафедры. Под руководством Козо-Полянского он активно участвует в написании «Энциклопедического словаря Центрального Черноземья». Одновременно он обрабатывает свои научные материалы по ботанико-географическому исследованию Западного Закавказья. Первые научные публикации и его отношение к исследовательской работе были высоко оценены Козо-Полянским, который отмечает: «Это исключительно талантливый, преданный своему делу, знающий и феноменально способный человек. Немногие из известных мне ботаников, оканчивающих аспирантуру, занимающих должности доцентов, могут сравниться как ученые с товарищем Голицыным».

Основная заслуга С. В. состоит в исследованиях степной флоры бассейна Верхнего Дона и Быстрой Сосны. Он тщательно изучил бассейн Дона от села Хлевное Задонского р-на до Осиновой горы в Тульской обл., а также бассейн Быстрой Сосны от устья этой реки до городов Ливны и Малоархангельска Орловской обл., где по террасам этих рек имеются выходы девонских известняков, на которых преобладают горно-степные растения. Свои исследования он начал в окрестностях заповедника «Галичья гора», уже в 1938 г. посетил Быкову шею, где обнаружил эфедру, шлемник альпийский, шиверекию, несколько видов ковылей и ряд других редких растений, в том числе овсец пустынный. В том же году С. В. провел тщательные флористические исследования лесного урочища Плющань. В 1939 г. он прошел по маршруту Ефремов—Козье—Шилово—Хомяково. Здесь С. В. обнаружил редкий горный папоротник (щитовник Роберта), ряд видов из семейства орхидных (пыльцеголовник красный, башмачок желтый, кукушник длиннорогий), а урочищам дал свои названия — «Орхидники» и «Папоротниковые». На склонах коренного берега р. Красивая Меча у с. Дубки С. В. обнаружил участок каменистой степи с реликтовыми и редкими растениями (василек русский, полынь шелковистая, осока низкая, колокольчик сибирский и др.). Уже к 1941 г. Голицын наметил четкие границы распространения на Верхнем Дону множества редких видов, что позволило ему научно обосновать целесообразность присоединения к заповеднику «Галичья гора» ряда интересных участков со «сниженными альпами», но работа была прервана из-за Великой Отечественной войны. Он был призван в действующую армию (в морской десант), затем направлен в Волжскую флотилию, где прослужил до конца войны. После демобилизации С. В. возвратился в Воронеж, где он совместно с Н. П. Виноградовым продолжил исследования степной флоры в долинах рек Черкавы, Пальны, Любовши, Воргола, Олыма, Кшени и др. Здесь ими обнаружено множество новых местонахождений элементов горно-степной флоры. На Морозовой горе С. В. выявил 603 вида высших растений, конспект которых был опубликован в «Трудах» Воронежского университета в 1959 г. К 1966 г. он завершил составление полного флористического списка Галичьей горы (646 видов). В результате большой и тщательной полевой и камеральной работы по изучению бассейна Верхнего Дона С. В. выявил весь видовой состав растений наиболее интересных в ботаническом отношении территорий. Итогом этой работы были обобщающие публикации «Сниженные альпы и тимьянники Среднерусской возвышенности» (1954) и «Северо-Донской ботанический реликтовый район» (1958).

Описание плодотворной научной деятельности С. В. по изучению «сниженных альп» и меловых иссопников Центрального Черноземья можно было продолжить, перечислив многочисленные маршруты и экспедиции, которые он проводил, интересные находки в области флористики и работы в области фитоценологии. Достаточно сказать, что автор настоящей статьи (в то время аспирант МГУ) вместе с С. В. Голицыным пешком «осилил» 2 его последних маршрута от Воронежа до Касторного (90 км) и от Грязей до Мичуринска, получив громадный творческий заряд от общения с большим эрудитом и прекрасным знатоком флоры Центрального Черноземья.

Материалы своих многолетних исследований Сергей Владимирович опубликовал в 110 научных статьях и обобщил в автореферате кандидатской диссертации «Сни-

женные альпы и меловые иссопники Среднерусской возвышенности», представленном в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР. Учитывая огромный вклад Голицына в разработку этой проблемы, Ученый совет единогласно присвоил ему степень доктора биологических наук 25 марта 1966 г. После защиты диссертации С. В. стал работать профессором кафедры физической географии и читать студентам общий курс «География растений» и спецкурс «Растительный покров Центрального Черноземья». Он по-прежнему интенсивно трудился, несмотря на свой пожилой возраст. К громадному огорчению всех, кто его знал, преподавательская деятельность Сергея Владимировича была недолгой. 3 ноября 1968 г. от повторного инфаркта С. В. Голицын скончался.

Оценивая его многолетнее научное творчество, можно утверждать, что в лице С. В. Голицына ботаническая наука имела одного из самых ярких, талантливых и эрудированных своих представителей. В честь него названы новые виды растений *Hieracium golitzyanum* Juxip и *Betula golitsinii* V. Vassil., а гербарию растений Среднерусской возвышенности присвоено имя профессора Сергея Владимировича Голицына.

Более полные сведения о научной и педагогической деятельности С. В. Голицына можно прочитать в серии «Ученые Воронежского университета» в брошюре В. И. Данилова «Сергей Владимирович Голицын» (Воронеж, 1988. 76 с.).

© *К. Ф. Хмелев*

Воронежский государственный университет

Получено 13 II 1997

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

ПАМЯТИ АЛЬФРЕДА АЛЕКСЕЕВИЧА КОЛАКОВСКОГО (24 II 1906—9 I 1997)

Z. I. ADZINBA, A. K. SHAKRYL. IN MEMORIAM: ALFRED ALEKSEEVICH KOLAKOVSKY (24 II 1906—9 I 1997)

На 91-м году ушел из жизни замечательный человек большой душевной теплоты, выдающийся ученый широкого профиля, высокой эрудиции, «последний из могикан» классического стиля исследований, отдавший всю свою энергию и талант процветанию ботанической науки и природы родной Абхазии.

Альфред Алексеевич Колаковский родился в 1906 г. в Киеве в семье служащего. В г. Кутаиси, куда переехали его родители, он поступил в классическую гимназию. Окончив школу в г. Кировабаде в 1924 г., он поступил на сельскохозяйственный факультет Тбилисского политехнического института, где уже ко 2-му курсу проявил интерес к ботаническим исследованиям и работал во время каникул в различных экспедициях по изучению растительности Закавказья, проводившихся под руководством академика А. А. Гроссгейма. По результатам этих исследований молодой ботаник, вначале в соавторстве с Гроссгеймом, опубликовал ряд статей и очерков, содержащих ценный научный и практический материал. В 1926 г. он становится членом Всесоюзного ботанического общества (ВБО).

В 1930 г. по окончании института, уже имея опыт полевых исследований, он поступил ассистентом на кафедру ботаники Азербайджанского сельскохозяйственного института (АзСХИ) в г. Баку. В 1931 г. его перевели по мобилизации старшим специалистом на Рисовый опорный пункт Зернотреста в г. Ленкорань. В 1932 г. как участник Азербайджанской экспедиции Всесоюзного института кормов (Москва) по обследованию дикорастущих кормовых трав А. А. прошел многокилометровые маршруты по различным безлюдным и безводным в то время районам всего Восточного



Закавказья. По результатам этой экспедиции Гроссгейм характеризует молодого ботаника как «хорошо подготовленного научного работника, вполне овладевшего методами ботанической географии и систематики растений и уже в течение нескольких лет ведущего самостоятельную научную работу». По завершении экспедиции А. А. Колаковский был принят на должность типолога в Азербайджанский Наркомзем. В 1933 г. его приглашают на работу ассистентом кафедры ботаники АзСХИ в г. Кировабаде.

В эти годы под началом Гроссгейма вместе с А. А. увлеченно работали молодые тогда ботаники: А. Г. Долуханов, Т. С. Гейдеман, Л. И. Прилипко, П. Д. Ярошенко, М. Ф. Сахокия и др. Именно А. Г. Долуханов в 1933 г. сообщил Колаковскому о возможности принять участие в комплексной ботанической экспедиции Закавказского филиала Академии наук по изучению горных пастбищ Абхазии в бассейне р. Чхалта, руководимой проф. Д. И. Сосновским.

Зная о богатстве флоры этого интересного района, молодой, увлеченный ботаник соглашается на единственное место рабочего в этой экспедиции. Проделав пешком путь от Сухума до верхней Чхалты, А. А. по достоинству оценил живописную природу и особенно богатейшую флору Абхазии и все разнообразие ее растительных сообществ. Эта экспедиция и решила дальнейшую судьбу ученого. Он навсегда переезжает в Абхазию.

Под руководством Колаковского — уже опытного и авторитетного специалиста, как писал о нем тогда профессор Н. А. Буш, — с 1934 г. проводились экспедиции Абхазского НИИ краеведения и Закавказского филиала АН СССР по изучению и паспортизации пастбищ Абхазии. Итогом этих экспедиций стал ряд значительных работ, в которых помимо выявления и описания растительности альпийских пастбищ разных районов Абхазии А. А. установил флористической состав, экологические особенности и впервые составил карту растительности горных пастбищ. Одна из работ («Альпийские пастбища Очамчирского и Гальского районов АССР Абхазии») была представлена им в качестве диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук в ЛГУ и успешно защищена в 1939 г. Результаты этих исследований сохранили большое научное и практическое значение в настоящее время.

В эти годы со своими коллегами, также преданными своему делу, он прошел сотни километров по горным тропам Абхазии, часто там, где не ступала нога ботаника. Среди них следует отметить таких известных ботаников, флористов, лесоводов и геоботаников, как В. П. Малеев, С. Я. Соколов, А. Г. Долуханов, А. Л. Харадзе, М. Ф. Сахокия, а также верную спутницу жизни А. А., его жену Витту Савельевну Яброву-Колаковскую. С этого времени по инициативе А. А. активизируется сбор гербария, начатый еще С. И. Петяевым (гербарий хранился при Абхазском бюро по изучению производительных сил). Проводятся экспедиции по изучению флоры и растительности Рица-Уадхарского заповедника. Все большее внимание ученого привлекает оригинальная флора скал и осыпей лесной и альпийской зон, где им обнаружены и описаны новые виды уникальных реликтовых и эндемичных растений. Только из Абхазии Колаковский описал около 40 новых видов. Результатом этих исследований явилось четырехтомное издание «Флора Абхазии», 1-й и 2-й тома которого вышли в довоенные (1938, 1939)[1] годы. 2-й том этой капитальной работы был удостоен премии на конкурсе молодых ученых СССР. В отзыве на эту работу знаток флоры Кавказа профессор Д. И. Сосновский (ее редактор) писал: «...личное знакомство с флорой Абхазии отражает индивидуальный подход к ней и содержит в себе целый ряд весьма ценных сведений о распространении отдельных видов и форм по территории Абхазии и об участии и роли их в основных абхазских фитоценозах. В этом последнем отношении все указания автора представляют большую ценность, и пока еще с такой детализацией не были представлены ни в одной из флор, изданных

[1] Список опубликованных работ А. А. Колаковского см.: Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 438—441; 1988. Т. 73. № 5. С. 744—746; 1996. Т. 81. № 12. С. 104—105.

в СССР за последние годы». Также высоко была оценена «Флора Абхазии» А. А. Гроссгеймом, Н. А. Бушем и Н. И. Вавиловым.

В 1939 г. Колаковским в горах Абхазии был организован альпийский луговой стационар, работавший по 3—4 месяца в году. Изучались различные методы улучшения состава пастбищ, их продуктивность; давались научные рекомендации по улучшению и рациональному использованию пастбищ. В этой трудоемкой работе большое участие принимала и В. С. Яброва-Колаковская, в соавторстве с которой А. А. и публикует итоги этих исследований. В 1940 г. А. А. был назначен старшим научным сотрудником АбНИИ краеведения.

Во время Великой Отечественной войны, будучи заместителем директора Ботанического сада, располагавшегося тогда на территории парка Сметского в окр. Сухуми, А. А. оказывал всемерное содействие в приеме и размещении на территории сада частей Красной Армии, проходивших Абхазию. В эти годы не прекращалась научная работа, проводились активные поиски с целью выявления лекарственных растений, так необходимых для фронта. Энтузиаст своего дела, А. А. настойчиво продолжал работу над 3-м и 4-м томами «Флоры Абхазии», которые были опубликованы после войны (1948, 1949).

В 1945 г. Ботанический сад выделяется в самостоятельное учреждение, и А. А. Колаковский назначается заведующим ботаническим отделом. Параллельно с работой над «Флорой Абхазии» он занимается ботанико-географическими исследованиями фитоландшафтов Абхазии, историей их развития и географическими связями. Этому посвящена его докторская диссертация «Фитоландшафты Абхазии и история их развития», которую он защитил в 1947 г. Занимаясь фитоландшафтами, А. А. детально исследовал динамику популяции пицундской сосновой рощи и разработал метод ее сохранения, за что получил патент на изобретение. Этот метод успешно внедрен в жизнь и способствует сохранению этого уникального памятника природы.

Продолжая исследования по анализу флоры и растительности, А. А. разработал и предложил новые принципы ботанико-географического районирования Абхазии, а позднее и всей Колхиды, хорошо отражающие закономерности распределения ее фитоландшафтных поясов, что изложено им в обобщающей сводке «Растительный мир Колхиды» (1961).

Анализируя флору Колхиды и занимаясь историей ее развития, ученый сделал более широкие ботанико-географические и флористические обобщения, в частности он предложил выделить особую ботанико-географическую Средиземногорную область, поскольку флора и растительность горных систем Евразии обнаруживают значительное сходство в историческом развитии. Это мнение подтвердилось и палеоботаническими исследованиями автора, которыми он увлекся в начале 50-х годов. Палеоботаника явилась продолжением и углублением исследований вопросов флорогенеза, в частности истории развития флоры и растительности фитоландшафтов Колхиды. С новым энтузиазмом и энергией он начинает заниматься изучением неогеновых флор Абхазии. Ежегодно недели и месяцы А. А. проводил на раскопках вместе с сотрудниками отдела. В результате кропотливых работ он открыл ряд флороносных горизонтов и мелких местонахождений, из которых было собрано более 20 тыс. образцов, 151 из них стали голотипами новых видов, описанных им. Этот богатейший материал опубликован в ряде весомых работ и монографий по ископаемой флоре Абхазии, создавших их автору мировую известность: «Плиоценовая флора Кодора» (1964), «Плиоценовая флора Дуаба» (1956), «Понтическая флора Пицунды» (1962), «Сарматские флоры Абхазии» (1976) и др. В этих работах отмечается большое систематическое разнообразие и высокий эндемизм палеофлор в нижнегорном поясе, делается вывод о существовании в неогене типичных вечнозеленых влажных субтропических лесов. Мезофильность и высокая экзотичность этой флоры дали возможность подтвердить выдвинутое им ранее положение о становлении современной лесной флоры Колхиды в посткиммерийское время. Палеоботанические исследования Колаковского не ограничивались рамками Абхазии. Он опубликовал

первую сводку «Ископаемая дендрофлора Кавказа» (1955) и активно участвовал в написании «Основ палеонтологии СССР» (1963); провел ряд специальных исследований по третичным букам Евразии (1960), а также соснам и грабам Западной Грузии (1965). Титаническую работу проделал Колаковский по упорядочению таксономии ископаемых дубов СССР и в качестве одного из основных авторов обработал значительную часть семейства буковых для 2-го тома «Ископаемых цветковых растений СССР». Особо следует отметить изданный под общей редакцией проф. Колаковского двухтомный «Каталог ископаемых растений Кавказа» (1973), в котором приведены критические сведения по всем видам ископаемых растений (более 3000 названий), начиная с палеозоя. Эти исследования сопровождались пополнением палеоботанических коллекций Сухумского ботанического сада, список которых был опубликован, но пожар 1986 г. уничтожил это ценнейшее собрание мирового масштаба на 90 %. Часть коллекции составила великолепную экспозицию, сохранившуюся в Абхазском государственном музее. С удовлетворением хочется отметить, что значительная часть материала по ископаемой флоре Абхазии вошла в капитальное трехтомное издание «Ископаемые цветковые растения СССР» (1974, 1982, 1994).

В эти годы накапливается богатый новый фактический материал и по современной флоре Абхазии. Прошло 30 лет активных исследований после выхода 1-го издания «Флоры Абхазии». Ботаника шагнула далеко вперед. Возникла необходимость переиздания уже устаревшей «Флоры». Совместно с сотрудниками отдела, и особенно с помощью Ябровой-Колаковской, выпускается 2-е издание четырехтомной «Флоры Абхазии» (1980—1986). Эта исчерпывающая сводка о растениях Абхазии получила высокую оценку специалистов. В нее включены палеоботанические и ареалогические данные по многим родам и видам на основе оригинального ботанико-географического районирования, в котором автором выделяется особая Средиземногорная область. В это же время накапливается и создается гербарий колхидской флоры, насчитывающий свыше 45 тыс. листов, который в 1986 г. был внесен в список ценнейших гербариев мира.

Последние два десятилетия работа А. А. Колаковского была направлена на детальное изучение флоры и растительности охраняемых территорий и выявлению новых, нуждающихся в охране. Тщательно изучен Пицунда-Мюссерский заповедник. На основе этого коллективом авторов во главе с Колаковским в 1987 г. издается монографический сборник об этом уникальном заповеднике, содержащий комплекс материалов о его природе, с картой растительности и полным списком флоры. В результате исследований горной западной Абхазии Колаковским совместно с сотрудниками подготовлена к изданию монография по флоре и растительности этого богатого эндемиками региона, с обоснованием организации здесь природного национального парка, что и было осуществлено в 1996 г.

С открытием нового вида — колокольчика парадоксального (1976) — и выявлением у него особого органа диссеминации Колаковский начинает карпологические исследования всего семейства колокольчиковых и разрабатывает его новую систему. Результатом явились монографии: «Колокольчиковые Кавказа» (1991) и «Семейство колокольчиковых» (1995). Эти работы совершенно по-новому осветили систематику семейства и позволили устранить в ней многие неясности. Особенно показательно, что морфологические признаки многих таксонов, обнаруженные ученым, коррелируются с их географическим распространением. Полный результат этих исследований автором обобщался во время грузино-абхазской войны, под звуки разрывавшихся снарядов.

Помимо плодотворной научной деятельности Колаковский много времени и энергии отдавал подготовке молодых научных кадров. Под его руководством многие из них защитили кандидатские и докторские диссертации.

Колаковский активно вел общественную работу: он был постоянным консультантом на общественных началах отдела природы Абхазского государственного музея, возглавлял Научный совет заповедников Абхазии, координируя их научную работу вплоть до 1992 г.

За плодотворную научную, общественную и педагогическую деятельность

А. А. Колаковскому были присвоены звания заслуженного деятеля науки Абхазской АССР и Грузинской ССР, он был награжден медалями, различными наградами и почетными грамотами. В 1951 г. он получил звание профессора, а в 1955 г. — звание члена-корреспондента АН ГССР.

Проф. А. А. Колаковский — автор более двухсот научных работ, из которых многие являются фундаментальными монографиями. Их отличают стиль, новизна и глубина исследовательской мысли планетарного масштаба.

За 1994—1996 г., активно продолжая работу в блокированном Сухуми, он создает «Определитель растений Абхазии», имеющий большое научно-практическое значение. На основе богатейших знаний и опыта, анализируя литофильность флор горных стран, начиная с Абхазии, Колхиды, Кавказа, А. А. приходит к выводу о первостепенности значения горных регионов Земли в эволюции флоры. Этому посвящена его последняя монография «Средиземногорная область — арена эволюции флоры северного полушария», которую он успел завершить. Обе последние работы ждут своей публикации.

Альфред Алексеевич любил и умел работать руками. У него дома был большой универсальный обрабатывающий станок, на котором он вытачивал все необходимые ему для работы приспособления и изготавливал инструменты.

Своими богатыми знаниями и опытом Колаковский бескорыстно делился с коллегами и учениками. Этот доброжелательный, отзывчивый, скромный человек, оптимист, ученый-классик дарвиновского типа навсегда останется в памяти своих коллег, учеников, друзей и близких.

© *З. И. Адзинба, А. К. Шакрыл*

Институт ботаники
АН Республики Абхазия
Сухуми

Получено 11 III 1997

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

МНОГОТОМНАЯ СВОДКА «СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА»

A. V. GALANIN, A. V. BELIKOVICH. MULTIVOLUME SERIES «VASCULAR PLANTS OF THE SOVIET FAR EAST»

Ботаникам России, Японии, КНДР, Кореи, Китая и США хорошо знакома многотомная сводка «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», которая с завидной регулярностью выходит в издательстве «Наука», начиная с 1985 г. В 1996 г. вышел из печати очередной 8-й том этого издания, заканчивающий обзор всех таксонов флоры российского Дальнего Востока (РДВ) — огромной территории, включающей в себя Приморский и Хабаровский края, Амурскую, Магаданскую, Сахалинскую и Камчатскую области, Еврейскую автономную область, Корякский и Чукотский автономные округа.

В серии должны выйти еще 2 тома. В одном из них будет опубликован анализ флоры, в другом — добавления, составленные на основе флористических находок, появившихся за годы с начала выхода 1-го тома.

Организатором, руководителем и ответственным редактором издания является выдающийся ботаник, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ С. С. Харкевич. Это благодаря его усилиям и усилиям его учеников и соратников в период с 1973 г. гербарий Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН увеличился в 6 раз и сейчас насчитывает более 300 тыс. листов сосудистых растений.

За последние 25 лет флористы и систематики БПИ ДВО РАН провели ряд замечательных экспедиций на Камчатку, в Корякию, в Приморский и Хабаровский края, они побывали на Чукотке и в Магаданской обл., тщательно обследовали Сахалин и Курильские о-ва. Благодаря этим экспедициям и обработке практически всех гербарных коллекций с Дальнего Востока, хранящихся в гербариях Санкт-Петербурга, Москвы, Томска, Новосибирска и других городов СНГ, флора сосудистых растений РДВ пополнилась новыми видами, родами и семействами и насчитывает теперь 4 138 видов и рас, относящихся к 945 родам и 159 семействам.

Практически по всем таксонам выполнена критическая обработка гербарного материала, составлены точечные карты ареалов видов на территорию РДВ, в среднем для каждого четвертого вида приводятся оригинальные рисунки, существенно облегчающие определение растений. Бóльшую часть обработок для сводки выполнили ботаники из Владивостока — сотрудники БПИ ДВО РАН В. Ю. Баркалов (семейства лилейные s. l., сложноцветные (за исключением родов одуванчик и полынь) и др.), Т. А. Безделева (фиалковые, толстянковые, часть гвоздичных), Н. С. Павлова (бобовые, часть гвоздичных, касатиковые), Н. С. Пробатова (мятликовые, губоцветные и др.), С. С. Харкевич (камнеломковые, горечавковые и др.), А. Е. Кожевников (сытевые, колокольчиковые и др.), И. Б. Вышин (орхидные и кизиловые), В. В. Якубов (значительную часть семейства розовые), Т. Г. Буч (актинидиевые и бальзаминовые), а также сотрудник Ботанического сада-института ДВО РАН В. А. Недолужко (ивовые, часть розовых и бóльшую часть семейств дальневосточной арборифлоры).

К работе над сводкой были приглашены многие ведущие систематики России: Н. Н. Цвелев, И. А. Грудзинская, А. А. Коробков (Санкт-Петербург); А. Н. Луфе-

ров, В. Н. Тихомиров, А. К. Скворцов, М. Г. Пименов, А. П. Хохряков, А. И. Шретер, В. С. Новиков (Москва); И. Ю. Коропачинский (Новосибирск); А. Н. Беркутенко (Магадан) и др. Номенклатурное редактирование сводки осуществил С. К. Черепанов. Весь авторский коллектив состоит из 39 специалистов, из них 11 — сотрудники лаборатории высших растений БПИ ДВО РАН.

Общий объем издания — более 330 уч.-изд. листов (это 3 236 страниц большого книжного формата), в нем 938 картосхем распространения видов в регионе и 256 рисованых таблиц, талантливо выполненных в основном Н. Н. Качура. Для многих видов в сводке приводятся оригинальные данные по числу хромосом.

Одним словом, рецензируемая многотомная сводка — это итог более чем 300-летнего ботанического изучения Дальнего Востока России, начатого еще во времена II Великой Камчатской экспедиции академиком Российской Академии Наук С. И. Крашенинниковым.

Изучая растительный покров Магаданской обл., Чукотки и Корякии, мы на деле смогли оценить достоинства этого издания. Наряду с «Арктической флорой СССР», настоящая сводка является ключом к познанию таксономического разнообразия Северо-Востока России. При этом надо отметить, что в последнюю сводку вошли результаты флористических исследований, не нашедшие отражения в «Арктической флоре СССР».

Благодаря новой сводке по флоре РДВ ботаники всего мира получили возможность детально проанализировать флористические связи между Азией и Северной Америкой; увидеть регионы Дальнего Востока, во флористическом плане изученные недостаточно; выявить районы, наиболее богатые эндемичными и редкими видами и потому подлежащие заповеданию.

Разумеется, можно поспорить с некоторыми авторами сводки по поводу достаточной обоснованности выделения или, напротив, закрытия некоторых таксонов, а также по поводу понимания объема вида в некоторых семействах, но это не умаляет значимости данного труда, а скорее, напротив, говорит о неформальности подхода авторов к фактическому материалу. В столь крупной сводке с участием такого большого количества специалистов невозможно ожидать полного совпадения понимания объема вида в разных семействах и даже родах, к тому же разный объем видов в разных таксонах может быть и объективной реальностью, связанной с особенностями процессов видообразования в этих таксонах.

На наш взгляд, многие авторы сводки вплотную подошли к решению проблемы триарной номенклатуры (род, вид, подвид), но перейти «барьер» не решились, и, таким образом, остались верными российской традиции выделения «мелких» видов.

Наверняка вскоре появятся оригинальные компьютерные обработки и анализы таксономического разнообразия по отдельным флористическим районам, семействам, типам экобиоморф; последует уточнение флористического районирования РДВ, но в основе всего этого будет лежать фундаментальный труд многих поколений ботаников, завершенный под руководством С. С. Харкевича российскими систематиками растений, авторами этой многотомной сводки.

Мы без тени сомнения относим сводку «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» к крупнейшим достижениям отечественной науки. Чтобы сделать эту сводку, потребовались высокий профессионализм, большой организаторский талант и огромное упорство в достижении поставленной цели. К счастью, все эти качества оказались у коллектива авторов и редакционной коллегии.

Особенно радует то, что, несмотря на общий упадок финансирования, российская ботаническая наука жива и способна на крупные обобщения.

© А. В. Галанин, А. В. Беликович

Научно-исследовательский
центр «Чукотка» ДВО РАН
Анадырь

Получено 27 I 1997

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 8

В. А. Соломаха. Синтаксони рослинності Украіни за методом Браун-Бланке та іх особливлсті. Київ, 1995. 116 с. Т. 300 экз. (В. А. Соломаха. Синтаксоны растительности Украины, выделенные методом Браун-Бланке, и их особенности. Киев, 1995)

Украинский фитоценологичний збірник. Серия А. Фитосоциология. № 1. Київ, 1996. 108 с. Т. 300 экз. (Украинский фитоценологический сборник. Серия А. Фитосоциология. № 1. Киев, 1996)

A. I. Solomestch, L. I. Onischenko, B. M. Mirkin, *V. A. Solomakha.* Syntaxa of vegetation of the Ukraine, described in accordance with the Braun-Blanquet approach and their characteristics. 1995. — (*A review*). Ukrainian phytosociological collected articles. Series A. Phytosociology N 1. 1996

Первая из рецензируемых книг — продромус, содержащий перечень высших единиц растительности Украины (50 классов, 44 порядка, 130 союзов и 367 ассоциаций). Для каждого синтаксона приведен список диагностических видов, краткая экологическая характеристика и ссылка на источник, где содержится полное описание этого синтаксона. В некоторых случаях приводятся описания номенклатурных типов. Кроме того, в эту книгу включены приложения — алфавитные списки синтаксонов и видов, которые использованы при их диагнозе.

В. А. Соломаха в кратком вступлении специально оговаривает, что этот продромус фиксирует состояние развития синтаксономии Украины на современном этапе развития. Наиболее изучены на Украине классы синантропной (Chenopodietea,[1] Artemisietea vulgaris, Molinio-Arrhenatheretea) и водной (Potametea, Lemnetea, Phragmiti-Magnocaricetea) растительности.

Достаточно полно охарактеризованы горные типы растительности Карпат, степи, солончаковые сообщества (Asteretea tripolium). В то же время классы лесной растительности (Vaccinio-Piceetea, Querco-Fagetea) еще ждут своего изучения.

Эта книга — бесспорное событие для украинской фитосоциологии.

В числе недостатков отметим включение в текст синтаксонов, которые имеют сильно перекрывающиеся ареалы и потому представляют разные варианты синтаксономических решений (например, порядки Onopordetalia и Meliloto-Artemisietalia absinthii), наряду с валидно описанными синтаксонами в него просочились и невалидные. Форма типизации новых высших единиц, представленная привлечением их из номенклатурных типов, все-таки малоудачна, так как характеризует каждый синтаксон всего одной точкой-описанием и не позволяет оценить его тип, т. е. ядро наиболее постоянных видов.

Вряд ли целесообразно использование на фоне украинского текста английской аббревиатуры «a.s.» (диагностические виды) и английских названий синтаксономических рангов (alliance, order).

Вторая книга (тематический сборник) состоит из 10 статей и краткого «Предисловия» (в котором сообщается, что наряду с серией «А» будут опубликованы также серия «Б» и «Природоизбранные территории»).

Приведем полный перечень авторов и статей сборника: В. А. Соломаха, А. В. Костылев, Я. П. Дидух «Проблемы создания продромуса растительности Украины методом Браун-Бланке»; И. П. Сиренко «Создание базы данных для флористических и фитоценотических исследований»;[2] В. Л. Шевчик, В. А. Соломаха «Синтаксономия островов Круглик Шелестив Каневского природного заповедника»; Л. М. Сипайлова, Ю. Р. Шеляг-Сосонко «Луговая растительность пойм рек равнинной части Украины»; А. Ю. Андросова, Т. Д. Соломаха «Псаммофильная растительность Белосарайской косы и морского побережья вблизи Мариуполя»; К. Ю. Рома-

[1] В рецензии опущены авторы синтаксонов.

[2] Обе статьи опубликованы на английском языке.

щенко, Я. П. Дидух, В. А. Соломаха «Синтаксономия класса Helianthemo-Thymetea cl. nov. меловых злаковников Юго-Восточной Украины»; Я. П. Дидух «Сообщества класса Quercetea pubescenti-petraea в Крымских горах»; А. Ф. Левон «Синтаксономия рудеральной растительности Ялты. Класс Galio-Urticetea»; С. Ч. Кондратюк, Л. П. Радуза, И. П. Сиренко «Сообщества эпифитных лишайников г. Львова»; А. А. Леванец, И. В. Соломаха «Сообщества почвенных водорослей левобережной лесостепи Украины».

Перечень статей показывает, что наряду с изучением синтаксономии сообществ сосудистых растений начинают развиваться лихеносинтаксономия и альгосинтаксономия.

В основном украинские синтаксономисты опираются на уже устоявшуюся и многократно апробированную систему классов растительности. Исключение составляет новый класс (статья К. Ю. Ромащенко с соавт.), включающий растительность так называемых «томиляров» с «гипсовой флорой». Рецензенты полагают, что и этот класс, и установленные в его составе порядок, 3 союза и 9 ассоциаций имеют право на жизнь, так как для томиляров характерны все критерии класса — физиономичность, флористическая обособленность и связь с определенным типом местообитаний. Видимо, эта статья является наиболее ценной в сборнике.

Фитоценологические таблицы в издании составлены корректно и хорошо раскрывают систему флористических отличий описываемых синтаксонов. Однако иногда авторы нарушают традицию и включают в одну таблицу синтаксоны, различия которых очевидны. Вряд ли стоило включать в одну таблицу сообщества ряда от Isoeto-Nanojuncetea до Festucetea vaginatae и Salicetea purpurea. В этом случае более удобным была бы «упаковка» данных в 3—4 таблицы. Вызывает некоторые сомнения и правомочность выделения нового союза Rubo caesi—Amorphion fruticosae в рамках класса Salicetea purpurea, флористическая комбинация которого весьма рыхлая и не специфическая. Впрочем, поскольку весь класс Salicetea purpureae отличается крайне слабой флористической обособленностью и выделен главным образом по экологическим и физиономическим признакам, наши возражения должны быть лишь поводом для дальнейшего обоснования авторами правомочности нового союза.

Сборник свидетельствует о возросшем профессионализме украинских синтаксономистов, которым было бы целесообразно включиться в международную тему баз данных, разработанную для выполнения проекта «Обзор растительности Европы».

В целом выход рецензируемых книг может получить только самую положительную оценку.

© А. И. Соломещ, Л. И. Онищенко, Б. М. Миркин

Институт биологии
Уфимского научного центра РАН
УФА

Получено 18 IX 1996

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 502.75 (571.53)

КОНФЕРЕНЦИЯ «СОХРАНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В БАЙКАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ: ПРОБЛЕМЫ, ПОДХОДЫ, ПРАКТИКА»

M. G. BUINOVA. THE CONFERENCE «CONSERVATION OF BIOLOGICAL DIVERSITY IN THE BAIKAL REGION: PROBLEMS, APPROACHES AND PRACTICE»

С 14 по 16 мая 1996 г. в г. Улан-Удэ проходила конференция «Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика», посвященная 80-летию заповедного дела в России и 40-летию Сибирского отделения РАН.

Конференция организована Бурятским институтом биологии СО РАН (БИБ СО РАН) совместно с Государственным комитетом по экологии и природопользованию Республики Бурятия и Бурятским отделением Российской экологической академии в г. Улан-Удэ.

Спонсоры конференции: Российский фонд фундаментальных исследований; Программа Esd, Ltd., США; Агентство Международного развития, США; АО «Байкалфарм».

В работе конференции приняли участие 185 ученых и специалистов из 24 учреждений городов Улан-Удэ, Иркутска, Читы, Красноярска, Москвы, Улан-Батора, а также заповедников и национальных парков Байкальского региона и общественных организаций.

Конференция состояла из 3 секций: «Проблема изучения и сохранения биоразнообразия: общие аспекты» (пленарное заседание), «Разнообразие растительного мира» и «Разнообразие животного мира».

На секции «Разнообразие растительного мира» было заявлено 49 докладов, заслушано 11.

В докладе **Б. Б. Намзалова** (Бурятский государственный университет —БГУ, Улан-Удэ) «Растительность Бурятии: состояние изученности, о некоторых новых подходах» были поставлены задачи изучения растительного мира Бурятии в русле новых концепций в геоботанике и фитогеографии. Приоритетными работами в изучении растительного региона должны быть эколого-фитоценотические, ландшафтно-геоботанические, ботанико-географические.

Доклад **Т. Г. Бойкова** (БИБ СО РАН, Улан-Удэ) «Состояние и перспективы охраны растительности Байкальской Сибири» был посвящен важнейшим проблемам, связанным с охраной растительности в Байкальском регионе. Докладчик охарактеризовал состояние экосистем в разных климатических зонах Бурятии; сделал попытку оценить истинные потери флористического и фитоценотического разнообразия; показал новые концептуальные подходы к проблеме сохранения разнообразия видов и сообществ; представил материалы для комплексной оценки сообществ; предложил принципы выделения объектов охраны; поставил вопрос о создании «Зеленой книги Байкальской Сибири».

В докладе **В. Я. Кузеванова, Н. А. Пузанова** с соавт. (Ботанический сад Иркутского государственного университета — ИГУ) «Организация генного банка для сохранения растений в Байкальском регионе» были приведены сведения о создании банка семян на базе Ботанического сада, полевых маточных и демонстрационных

коллекций живых растений; создаются также компьютерная база данных и информационная система по генетическим ресурсам растений иркутской части Байкальского региона, а также гербарий эталонных образцов.

К. Ф. Михалкин и **Е. Г. Мартусова** (Байкальский государственный заповедник — БГЗ, пос. Танхой) в докладе «Роль Байкальского заповедника в сохранении биоразнообразия Прибайкалья» сообщили, что на территории 167 000 га, занимаемой Байкальским заповедником, насчитывается 287 видов позвоночных (из них 64 внесены в Красные книги России и Бурятской АССР) и около 800 видов высших сосудистых растений (из них 4 включены в Красную книгу России и 45 — в Красную книгу Бурятской АССР).

Г. Очирбат (Ботанический сад АН Монголии, Улан-Батор) в докладе «К вопросу охраны медоносных и перганосных растений в бассейне рек Орхона и Селенги в Монголии» показал, что за последние 20 лет медовая продуктивность медоносных и перганосных растений уменьшилась в 10 раз, что отражает уменьшение полезных растительных ресурсов страны. Сущность охраны растительного покрова, подчеркнул докладчик, состоит в целенаправленном и планомерном рациональном использовании его в качестве сенокосно-пастбищных угодий с одновременным развитием пчеловодства.

Т. А. Михайлова, Т. И. Морозова (Сибирский институт физиологии и биохимии растений — СИФИБР СО РАН, Иркутск) в докладе «Состояние сосняков на южном побережье озера Байкал» показали отрицательное влияние выбросов Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (БЦБК) на древостой сосны обыкновенной на южном побережье оз. Байкал. При этом видимых симптомов повреждений нет, но у угнетенных деревьев (особенно старшего возраста) наблюдается ранняя дефолиация, пониженное отношение белкового азота к небелковому (за счет падения содержания белкового азота). На ослабленных сосняках отмечается повышенная активность патогенных грибов, наибольшая вредоносность которых регистрируется на удалении до 50 км от БЦБК.

Т. И. Морозова (СИФИБР) в докладе «Фитопатологическая ситуация в Тункинском национальном парке» показала, что в результате острого и хронического отравления атмосферы выбросами БЦБК возникла тревожная фитопатологическая обстановка в кедрово-еловых травяных лесах, вызванная возбудителями *Cronatrum ribicola* и *C. flacidum*; в лиственничных кустарничково-травяных лесах хвоя лиственницы поражается ржавчинными грибами.

Н. В. Паррай, О. П. Дутина, Г. П. Беловежец (ИГУ) в докладе «К биологии реликтового кустарника *Amygdalus pedunculata* Pall. в Западном Забайкалье» представили результаты многолетнего изучения фенологии, морфологии и биологии этого кустарника. Авторами проделана работа по организации заказника «Миндальная роща в Бурятии».

В. В. Бизюкин (БИБ СО РАН) в докладе «Бореальные леса — приоритетный объект сохранения биологического разнообразия в Байкальском регионе» отметил, что бореальные леса являются основными регуляторами водной системы всего бассейна оз. Байкал, поэтому сохранение их средообразующих функций позволит сохранить водоохранные, водорегулирующие и климаторегулирующие свойства леса, обеспечит в конечном результате функциональное разнообразие растительного и животного мира, присущее байкальскому региону.

В докладе «Водоохранная и водорегулирующая роль растительных сообществ в зоне высокогорных лесов Икатского хребта» **В. В. Бизюкин** охарактеризовал различные растительные сообщества высокогорных лиственничников по их способности к накоплению и сохранению водных ресурсов и к обеспечению регуляции водного стока. Докладчик установил, что наибольшей способностью переводить атмосферные осадки в внутрипочвенный и грунтовый сток обладают ерниковые заросли, которые отличаются низкой транспирацией.

Е. Д. Петрова (Бурятский научно-исследовательский институт сельского хозяйства — НИИСХ СО РАСХН, г. Улан-Удэ) в докладе «Байкальский генофонд для

селекции многолетних трав» отметила, что различные почвенно-климатические условия способствовали формированию большого разнообразия экотипов, различающихся морфологическими признаками и биологией развития; они широко используются для выведения новых устойчивых и высокопродуктивных сортов кормовых растений.

Т. Д. Пыхалова (БИБ СО РАН) свой доклад «Гербарий Бурятского института биологии — фундамент углубленного исследования флоры Забайкалья» посвятила истории создания гербарного фонда института. Гербарий насчитывает 20 тыс. листов растений и содержит 100 семейств, 370 родов и более 1000 видов сосудистых растений.

Доклад **Н. Е. Швецовой, Т. Г. Бойкова, М. Г. Буиновой** с соавт. (БИБ СО РАН) «Современное состояние, использование и охрана ресурсов лекарственных растений Байкальского региона» посвящен проблемам охраны лекарственных растений, занесенных в «Красную книгу Бурятской АССР», биологические ресурсы которых из года в год сокращаются из-за неумеренного (порою варварского) сбора сырья, бессистемной пастьбы скота или использования места обитания под строительство хозяйственных объектов.

Б. Б. Намсараев (БИБ СО РАН), **Т. И. Земская** (Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск) в докладе «Биоразнообразие водных микроорганизмов Байкальского региона» показали большое разнообразие микроорганизмов в водных экосистемах Прибайкалья и Забайкалья, обусловленные уникальными природными условиями: наличием глубочайшего в мире оз. Байкал, соленых, содовых озер и гидротермальных растворов различных типов.

В докладе **К. И. Осипова** (БИБ СО РАН) «Новые виды сосудистых растений в Северной части Малханского хребта Юго-Западного Забайкалья» приведены и охарактеризованы новые виды, до сих пор неизвестные в этих местах.

Д. Я. Тубанова (БИБ СО РАН) в докладе «К характеристике бриофлоры Баунтовской котловины (Северное Забайкалье)» сообщила данные о разнообразии мхов в лесных и болотных фитоценозах.

В докладе **С. Э. Будаевой** (БИБ СО РАН) «Состояние исследований лишайников заповедных территорий Байкальского региона» впервые указаны виды, распространенные на территории Сохондинского заповедника.

Состоялся «круглый стол» по обсуждению проблем, связанных с созданием Красной и Зеленой книг и Атласа биологических ресурсов Байкальского региона, а также по обсуждению работы заповедников, национальных парков и заказников в области мониторинга биоразнообразия.

За круглым столом выступил **О. А. Аненхонов** (БИБ СО РАН) с докладом «К вопросу об отборе видов растений для региональной охраны и структуре Красных книг». Он предложил при отборе видов для региональной охраны использовать критерии, разработанные составителями Красной книги Якутии и авторами сводки «Редкие и исчезающие виды Тувинской АССР» и составить дополнительный список потенциальных кандидатов в категорию «особо охраняемые виды».

Мартусова Е. Г., Краснопевцева А. С. (БГЗ) в докладе «Новые виды растений для Красной книги Бурятии» предложили внести во 2-е издание 3 новых вида, обитающих в Байкальском заповеднике: *Veronica officinalis* L., *Nardus stricta* L. (травяное кедровое редколесье) и *Galium paradoxum* Maxim. (пойменные тополевые леса).

Конференция приняла «Декларацию по сохранению биологического разнообразия в Байкальском регионе», в которой обратилась с призывом к администрациям Иркутской и Читинской областей, Правительству Республики Бурятия, а также с просьбой к Правительству Монголии начать сотрудничество друг с другом и с неправительственными организациями по проблеме сохранения биоразнообразия региона.

*© **М. Г. Буинова***

Бурятский институт
биологии СО РАН
Улан-Удэ

Получено 20 III 1997

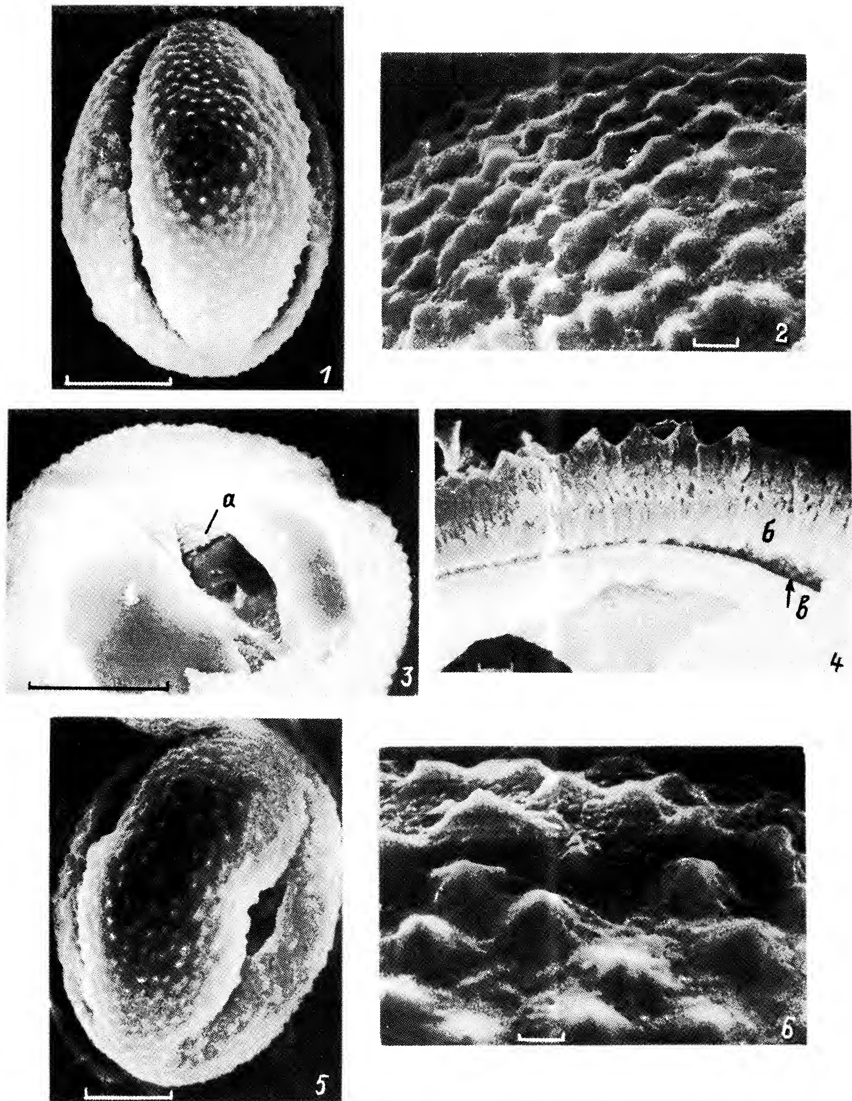


Таблица. Пыльцевые зерна родов *Chrysopappus* и *Tomanthea* (СЭМ).

1—4 — *Chrysopappus stapfianus; 5—6* — *Tomanthea spectabilis*. *1, 5* — общий вид, *2, 6* — скульптура поверхности, *3, 4* — скол. *а* — внутренняя борозда, *б* — строение эктэкзины, *в* — полость между эктэкзиной и эндэкзиной. Масштабная линейка: *1, 3, 5* — 10 мкм; *2, 4, 6* — 1 мкм.

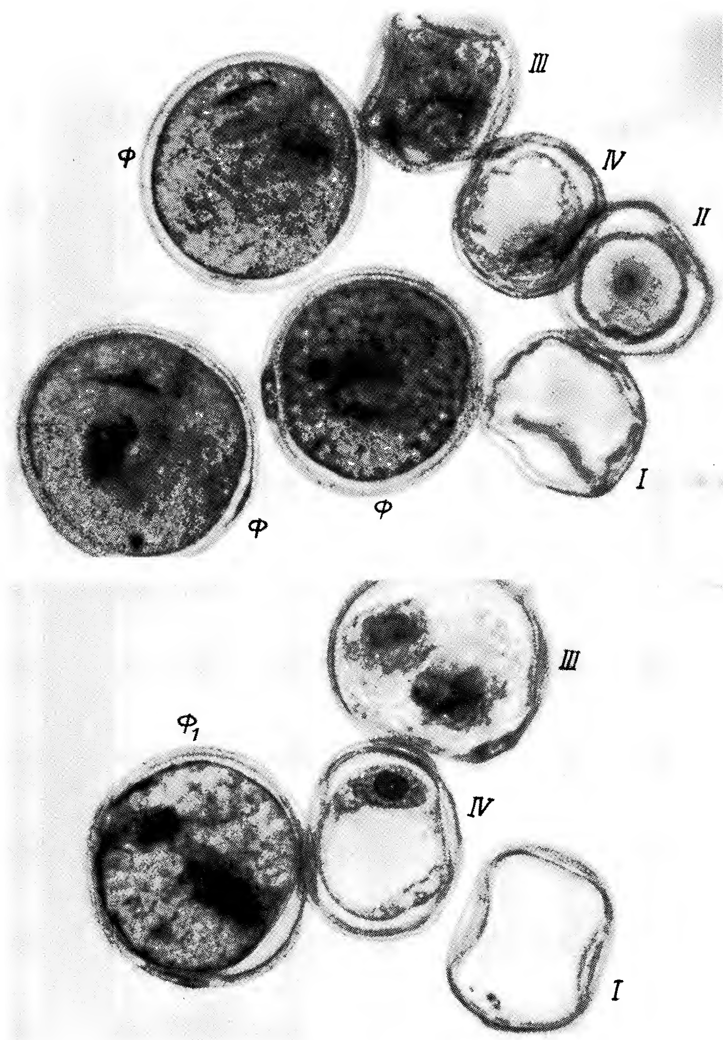


Таблица. Структурные особенности стерильной пыльцы у мутантных растений (M_3-поколение) овсяницы луговой.

ф — фертильная пыльца с 2 генеративными клетками и вегетативным ядром; $ф_1$ — фертильная 2-клеточная пыльца. Стерильная пыльца: *I* — с отсутствующей цитоплазмой; *II* — с неокрашенной цитоплазмой; *III* — с комковатой цитоплазмой; *IV* — находящаяся на стадии 1-ядерной микроспоры (нормальной или разрушающейся).

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1997. VOL. 82. N 8) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1997. Т. 82. № 8) Стр.

Индекс
70056

Уважаемые подписчики научной периодики издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» в I полугодии 1998 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась в предыдущем полугодии, — по ценам Объединенного каталога почты России «Подписка-98» (т. 1) в отделениях связи и по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются Российской академией наук государственным академическим, библиотечным, вузовским, отраслевым научно-исследовательским организациям, их сотрудникам, докторантам и аспирантам. Цены издательства в I полугодии 1998 г. не увеличены и остались на уровне цен II полугодия 1997 г. Цена доставки по почте на Ваш адрес незначительно возросла.

Индивидуальные подписчики указанных организаций смогут оформить подписку по специальным ценам в редакциях соответствующих журналов либо непосредственно в издательстве или его Санкт-Петербургском и Екатеринбургском отделениях по предъявлении служебного удостоверения. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении издательством полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство подписки и розницы» (АПР).

Специализирующиеся на комплектовании научных и вузовских библиотек академические организации (БАН, БЕН, ИНИОН, ГПНТБ СО РАН, а также ВИНИТИ и др.) могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, получившим право подписки по специальным ценам в предыдущем полугодии, достаточно будет при оформлении подписки в I полугодии 1998 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного при оформлении подписки на II полугодие 1997 года.

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20.

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 8. 1—160.